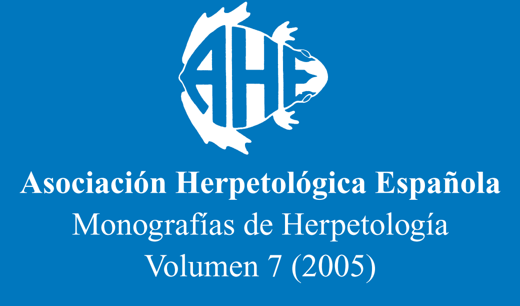
Estudios sobre las Ranas Andinas de los Géneros *Telmatobius* y *Batrachophrynus* (Anura: Leptodactylidae)



Asociación Herpetológica Española
Monografías de Herpetología
Volumen 7 (2005)

Estudios sobre las ranas andinas de los géneros *Telmatobius* y *Batrachophrynus* *(Anura: Leptodactylidae)*

Studies on Andean Frogs of the Genera *Telmatobius* and *Batrachophrynus* *(Anura: Leptodactylidae)*

Esteban O. Lavilla & Ignacio De la Riva
(co-editores para este volumen)

Enrique Font & Javier Lluch
(editores de la serie)



Asociación Herpetológica Española
Monografías de Herpetología
Volumen 7

Monografías de Herpetología (Editores)

Enrique Font
Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva
Universidad de Valencia
Apdo. 22085
46071 Valencia - Spain
e-mail: Enrique.Font@uv.es

Javier Lluch
Departamento Zoología
Facultad Ciencias Biológicas
Universidad de Valencia
c/. Dr. Moliner 50
46100 Burjassot (Valencia) - Spain
e-mail: Javier.Lluch@uv.es



Asociación Herpetológica Española

Museo Nacional de Ciencias Naturales
c/ José Gutiérrez Abascal, 2
Madrid
http://www.herpetologica.org

ISBN 84-921999-3-8 Depósito Legal: S.633-1988

Maquetación e impresión:
Nova Servicios Gráficos - Valencia

Agradecimientos

Los editores y la **Asociación Herpetológica Española** (AHE) agradecen a los siguientes especialistas su ayuda en la revisión de los manuscritos incluidos en el presente volumen: Virginia Abdala, Jesús Córdova, Ignacio De la Riva, William E. Duellman, Pilar Flores, J. Ramón Formas, W. Ronald Heyer, Esteban O. Lavilla, Edgar Lehr, Ricardo Montero, Gustavo Scrocchi, Ulrich Sinsch, Rafael Zardoya.

ÍNDICE

PRÓLOGO

Las ranas del género *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) constituyen un grupo de anfibios tan complejo como los ambientes que ocupan a lo largo de las regiones montañosas andinas y extra-andinas del oeste de América del Sur, desde la cuenca de Loja, en Ecuador hasta la provincia de San Juan, en Argentina, pasando por Perú, Bolivia y norte de Chile.

Tratar con las ranas que habitan una de las regiones más características del continente presentaba y presenta una serie de desafíos. Junto a *Bufo spinulosus* son los anfibios que alcanzan la mayor altitud en el hemisferio occidental. Además, la mayoría de los taxones viven enfeudados en el agua de ríos, bofedales o lagos, ambientes proporcionalmente escasos y separados por amplias barreras de aridez, lo que plantea interrogantes sobre los aspectos fisiológicos, ecológicos, biogeográficos y evolutivos del conjunto.

Hasta el momento, la estructura interna del género está muy poco clara. Numerosos taxones del grupo han sido descritos siguiendo principios tipológicos, con tipos portadores de nombre no definidos, perdidos o confundidos y con información que, aunque disponible, se presentaba dispersa y fragmentaria. Además, los diversos taxones de *Telmatobius* muestran una gran variabilidad intra-específica que, en algunos casos, se manifiesta no solamente en los caracteres de la morfología externa sino también en la osteología, lo que contribuye a aumentar la confusión.

Desde su definición en 1834 hasta ahora no se había realizado ningún intento de síntesis sobre el género. Los trabajos producidos eran iniciativas muy valiosas aunque particulares, enfocadas en aspectos o en regiones discretas de su amplio rango, y la necesidad de analizar al grupo en su conjunto se hacía perentoria. Fue así que, conociendo la existencia de una masa crítica de investigadores dedicados al estudio de estas ranas andinas, se creyó conveniente reunirlos en un foro que tratara exclusivamente sobre *Telmatobius*.

El VI Congreso Latinoamericano de Herpetología, llevado a cabo en Lima, Perú, entre el 19 y el 23 de enero de 2003, brindó el marco adecuado para esta iniciativa gracias a la amabilidad de sus organizadores, encabezados por la Dra. Lily Rodríguez. Allí se realizó un simposio que reunió a especialistas de Alemania, Argentina, Bolivia, Chile, Ecuador, España, Estados Unidos y Perú, y de manera natural su contenido se vio ampliado para incluir también al género *Batrachophrynus*, cuya validez, indiscutida hasta aquél momento, se ve hoy puesta en duda.

Las presentaciones en el simposio superaron con creces las expectativas de la convocatoria y, siguiendo la línea de sucesos afortunados, la **Asociación Herpetológica Española** aceptó con entusiasmo publicar los resultados en su serie Monografías de Herpetología. Este volumen contiene una síntesis de los conocimientos actuales sobre los géneros *Telmatobius* y *Batrachophrynus* que esperamos brinde una visión global y bastante completa sobre lo que se sabe y sobre los vacíos de información existentes y sirva de base para encarar nuevos estudios.

La monografía consta de doce trabajos. Cinco de ellos revisan la taxonomía, diversidad, distribución y situación de las especies de *Telmatobius* en cada uno de los cinco países donde hay representantes de este género (y de *Batrachophrynus* en el caso de Perú). Otros cuatro trabajos exploran las aportaciones de diferentes metodologías (secuenciación y análisis de ADN, cariología, morfología, histología) a la elucidación de las relaciones filogenéticas entre ciertos taxones. Un trabajo se ocupa de la problemática de la cría en cautividad de la especie

emblemática del género, *Telmatobius culeus,* en el lago Titicaca, y otro documenta el primer caso de infección por hongos quitridios en ranas de Perú. Por último, una lista taxonómica con una exhaustiva recopilación bibliográfica representa una valiosa aportación de referencia para ulteriores estudios.

A lo largo de la monografía se deja entrever el estado de amenaza de ciertas especies de *Telmatobius* y *Batrachophrynus*, al tiempo que se evidencia la gran falta de información fehaciente sobre el estado real de sus poblaciones. La situación en Ecuador, con sus tres especies de *Telmatobius* seguramente extintas, es dramática, y la incontrolable expansión de la quitridiomicosis, que se ceba especialmente en especies de montaña, pone contra las cuerdas a las ranas objeto de esta monografía. Otros tipos de amenazas enmarcadas dentro del conjunto de causas del declive global de poblaciones de anfibios, también pueden estar operando. Que los ríos, lagos y bofedales andinos sigan contando en el futuro con estas ranas entre su fauna, será una indicación de que el ecosistema en su conjunto presenta una salud ambiental aceptable. Por el contrario, su desaparición irreemplazable no sólo constituiría una terrible frustración para los que aquí mostramos los resultados de nuestro trabajo de investigación (que, en ocasiones, ha supuesto una parte importante de nuestras vidas y anhelos), sino que será un preocupante síntoma de que algo marcha realmente mal. En este sentido, esperamos que los doce trabajos aquí presentados contribuyan a suscitar un mayor interés por estos fascinantes anfibios, por su conservación, y por la de los ecosistemas andinos en general.

Esteban O. Lavilla e Ignacio De la Riva
Tucumán y Madrid, junio de 2004

Monogr. Herpetol. (2005) 7:9-37

Los *Telmatobius* de los Andes de Ecuador y su disminución poblacional

ANDRÉS MERINO-VITERI,[1] LUIS A. COLOMA,[1] & ANA ALMENDÁRIZ [2]

[1] *Museo de Zoología, Centro de Biodiversidad y Ambiente, Escuela de Biología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Av. 12 de octubre 1076 y Roca, Apdo. 17-01-2184, Quito, Ecuador (e-mail: armerino@puce.edu.ec)*

[2] *Museo de Historia Natural Gustavo Orcés V., Escuela Politécnica Nacional, Apdo. 17-01-2759, Quito, Ecuador*

Resumen: Se resume y actualiza la información de tres especies endémicas de *Telmatobius* del centro y sur de los Andes de Ecuador: *T. cirrhacelis, T. niger* y *T. vellardi*. Se incluyen datos nuevos de morfología, distribución, ecología e historia natural. La información de presencia/ausencia en 11 localidades indica la ausencia de *Telmatobius* desde 1994. *T. cirrhacelis* no ha sido colectada desde marzo de 1987 a pesar de 10 búsquedas en la localidad tipo. Es más notoria la ausencia de *T. niger*, pues no ha sido registrada desde 1994, a pesar de su amplia distribución histórica y nueve búsquedas en localidades con registros previos. La información poblacional para evaluar el estado de *T. vellardi* es escasa. Entre 1985 y 1990, encontramos 11 *Telmatobius* (adultos y subadultos) enfermos o con malformaciones, los cuales corresponden al 31% de especímenes recolectados en ese periodo. Adicionalmente, el 100% de renacuajos colectados entre 1989 y 1994 presenta algún tipo de anomalía. Las enfermedades y anomalías fueron quitridiomicosis, patas extra o con malformaciones, problemas epidérmicos y otras enfermedades aún no determinadas. Los análisis de datos climáticos de tres localidades en los Andes del sur de Ecuador indican la ocurrencia de condiciones extremas de alta temperatura y baja precipitación que coinciden con los periodos de registros de enfermedades o desapariciones. La acción de estas enfermedades y anomalías climáticas en los Andes ecuatorianos pudieron ser la causa de las disminuciones poblacionales y aparentes extinciones de *Telmatobius* en Ecuador, ocurridas en la segunda mitad de la década de 1980 y primera de 1990.
Palabras clave: Andes, disminuciones poblacionales, Ecuador, historia natural, *Telmatobius.*

Abstract: The *Telmatobius* of the Ecuadorian Andes and their population decline. – We summarize and update current knowledge on the three endemic species of Ecuadorian *Telmatobius* from central and south Andes of Ecuador: *T. cirrhacelis, T. niger* and *T. vellardi*. We provide new distributional, ecological, and natural history data. Presence/absence data for 11 localities indicate absence of *Telmatobius* since 1994. *T. cirrhacelis* has not been collected since March 1987, despite 10 surveys at the type locality. The absence of *T. niger* is most striking; it has not been recorded since 1994, in spite of its historically wide distribution and despite nine surveys at localities with previous records. The information needed to evaluate the status of *T. vellardi* is scarce. Between 1985 and 1990, 11 individuals (juveniles, subadults and adults) with some type of disease or abnormality were found. They represent 31% of the specimens collected in that period. Additionally, 100% of tadpoles collected between 1989 and 1994 have anomalies. Diseases and anomalies were chytridiomycosis, extra limbs and limb malformations, epidermal disorders and other illnesses not yet identified. Analyses of climatic data of three meteorological stations from the Andes of southern Ecuador indicate the occurrence of extreme conditions of high temperature and low precipitation, and these data fit well with the time period when diseases and disappearances are reported. The influence of these diseases and/or climatic abnormalities in the Ecuadorian Andes may have been involved in the population declines and apparent extinctions of *Telmatobius* in Ecuador during the late 1980s and early 1990s.
Key words: Andes, Ecuador, natural history, population declines, *Telmatobius.*

INTRODUCCIÓN

Ecuador incluye el extremo septentrional del rango de distribución de las ranas del género *Telmatobius*. En su territorio se han descrito tres especies endémicas: *T. cirrhacelis* Trueb, 1979, *T. niger* Barbour & Noble, 1920, y *T. vellardi* Munsterman & Leviton, 1959. Estas especies habitaban (véase Ausencia de *Telmatobius* en Ecuador) bosques montanos y páramos desde el noreste del nevado Chimborazo en la provincia Tungurahua en los Andes centrales hasta los Andes del sur de Ecuador en la provincia Loja (TRUEB, 1979).

Los *Telmatobius* ecuatorianos son poco conocidos. La primera publicación que incluye información de una rana ecuatoriana de este taxón es la de BARBOUR & NOBLE (1920), quienes describen *T. niger* e incluyen información de otras 12 especies de *Telmatobius* de Sudamérica. Posteriormente, MUNSTERMAN & LEVITON (1959) describen *T. vellardi* del sur de Ecuador. La más reciente revisión sobre los *Telmatobius* de Ecuador es la de TRUEB (1979). Esta última incluye la descripción de *T. cirrhacelis*, una redescripción del holotipo de *T. vellardi* y la sinonimia de *T. cinereus* Noble 1921 con *T. niger.* TRUEB (1979) además provee información de análisis morfométricos, variación intraespecífica, y datos de distribución, osteología, color en vivo y en preservante. También describe los renacuajos de *T. niger* y *T. vellardi*.

Durante las últimas dos décadas se han descrito disminuciones y extinciones de poblaciones y especies de anfibios a nivel global y en latinoamérica y sus causas son objeto de estudio (WAKE, 1991; CRUMP *et al.*, 1992; DROST & FELLERS, 1996; DASZAK *et al.*, 1999; YOUNG *et al.,* 2001). En Ecuador, RON & MERINO (2000), MERINO-VITERI (2001) y RON *et al.* (2003) proveen evidencias de que anomalías climáticas en las décadas de 1980 y 1990 y la acción de *Batrachochytrium dendrobatidis*, agente causal de la quitridiomicosis, podrían haber estado involucradas en la desaparición de los anfibios andinos de Ecuador. Los *Telmatobius* también han sido afectados por disminuciones poblacionales (RON & MERINO, 2000; YOUNG *et al.*, 2001); no obstante, su estatus no ha sido discutido.

Después de la publicación de TRUEB (1979) sobre los *Telmatobius* ecuatorianos, hay un vacío de información de cerca de dos décadas y media. En este período se incrementó el número de especímenes depositados en museos, con la consecuente adición de información geográfica, morfológica, ecológica y de historia natural. Por tanto, proveemos un sumario actualizado que recopila la información disponible de las tres especies de *Telmatobius* de Ecuador. Además analizamos su estatus poblacional, las causas probables de su disminución, en particular las enfermedades y el clima, y finalmente alertamos sobre su probable extinción.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se examinaron 57 especímenes adultos, 32 subadultos y 9 lotes de renacuajos (véase Apéndice I). Los especímenes citados y/o examinados están identificados por un acrónimo y el número de catálogo museológico. Los acrónimos (excepto EPN, Museo de Historia Natural Gustavo Orcés V., Escuela Politécnica Nacional, Quito, Ecuador) están basados en FROST (2002). En las citas de notas de campo, los acrónimos LAC y AA corresponden, respectivamente, a Luis A. Coloma y Ana Almendáriz.

El sexo fue determinado por la presencia de excrecencias nupciales o inspección gonadal. Para las descripciones y comparaciones morfométricas se tomaron medidas según la metodología descrita por WIENS (1993), con un calibrador digital Fowler (con aproximación de 0.01 mm), de especímenes fijados al

TABLA 1. Medidas (mm) de adultos de *Telmatobius cirrhacelis* y *T. vellardi* procedentes de varias áreas de la provincia de Loja. La media y la desviación estándar se muestran sobre el rango. LRC: longitud rostro-cloacal, ACA: ancho de la cabeza, LCA: largo de la cabeza, OJN: distancia ojo-narina, INA: distancia internarinas, TIB: longitud de la tibia.

TABLE 1. Measurements (mm) of adult *Telmatobius cirrhacelis* and *T. vellardi* from the province of Loja. Mean and standard deviation are shown above the range. LRC: snout-vent length, ACA: head width, LCA: head length, OJN: eye-nostril distance, INA: internarial distance, TIB: tibia length.

	T. cirrhacelis		*T. vellardi*		
	Lagunas del Compadre		San Lucas	Saraguro	P.N. Podocarpus
	♀♀ (n = 2)	♂♂ (n = 2)	♂♂ (n = 2)	♂♂ (n = 2)	♂♂ (n = 4)
LRC	60.5 (58.6-62.4)	65.9 (65.9-66.0)	61.0 (50.9-71.1)	67.3 (66.6-68.1)	66.4 ± 4.9 (62.2-72.9)
ACA	22.3 (22.0-22.7)	24.9 (24.6-25.2)	23.4 (19.5-27.3)	26.7 (26.5-26.9)	25.4 ± 1.2 (24.1-26.7)
LCA	20.8 (20.6-21.0)	21.8 (20.9-22.6)	21.5 (17.6-25.4)	23.6 (23.5-23.7)	23.1 ± 1.6 (21.5-25.1)
OJN	3.9 (3.8-4.0)	4.5 (4.1-4.9)	4.5 (4.1-5.0)	4.9 (4.7-5.1)	4.8 ± 0.4 (4.5-5.4)
INA	5.3 (5.2-5.3)	5.3 (4.9-5.8)	4.8 (4.4-5.3)	5.1 (5.0-5.2)	5.8 ± 0.5 (5.2-6.4)
TIB	29.1 (28.3-29.9)	29.7 (28.1-31.2)	26.2 (22.5-29.9)	31.2 (29.7-32.7)	31.4 ± 1.5 (29.3-32.6)

10% en formol y preservados en etanol aproximadamente al 70%.

Se obtuvieron diversas medidas morfométricas (véase Tablas 1-3). Se realizó un análisis multivariante de componentes principales (ACP) para determinar las diferencias morfométricas entre poblaciones de *Telmatobius niger*. Para el ACP se utilizó StatView® 4.51 (ABACUS CONCEPTS, 1992-1995). El ACP fue aplicado a los residuos de las regresiones lineales entre la longitud rostro-cloacal (LRC) y las otras 10 variables medidas (VITT *et al.*, 2000). Especímenes de localidades cercanas se tomaron como pertenecientes a una misma población. Las poblaciones de *T. niger* incluidas en el análisis son (el número de especímenes se indica en paréntesis): Azuay (12), Bolívar (5), Cañar (8), Chimborazo (3) y Morona Santiago (1).

Las distribuciones de las especies fueron visualizadas y analizadas mediante ArcMap™ (ESRI, 2001). Se usaron los mapas PROMSA (2000). Se calcularon áreas de distribución de cada especie uniendo los puntos extremos y formando áreas irregulares que siguieron las curvas de nivel según la altitud (cada 50 m). Para el cálculo del área de *T. cirrhacelis* se excluyeron las áreas modificadas, mientras que para *T. niger* y *T. vellardi* se las incluyó. Las especies fueron ubicadas en formaciones naturales según la clasificación propuesta por VALENCIA *et al.* (1999) y disponible en los mapas digitales de SIERRA (1999). La nomenclatura de los renacuajos y sus medidas siguen el formato de ALTIG & MCDIARMID (1999). Los renacuajos fueron categorizados en estadios según GOSNER (1960). Las medidas y abreviaturas utilizadas son: longitud total (LT), longitud del cuerpo (LC), ancho de la cabeza (AnC), altura del cuerpo (AlC), longitud de la cola (LCo), diámetro del ojo (DO), ancho del disco oral (ADO), distancia interorbital (DIO), distancia internarinas (DIN), máxima altura de la cola (MAC), altura del músculo de la cola (AlMC), ancho del músculo de la cola (AnMC).

TABLA 2. Medidas (mm) de adultos de *Telmatobius niger*. La media y desviación estándar se muestran sobre el rango. LRC: longitud rostro-cloacal, ACA: ancho de la cabeza, LCA: longitud de la cabeza, OJN: distancia ojo-narina, INA: distancia internarinas, TIB: longitud de la tibia, PIE: longitud del pie, TAR: longitud del tarso, ANT: longitud del antebrazo, MAN: longitud de la mano, PUL: longitud del pulgar.

TABLE 2. Measurements (mm) of adult *Telmatobius niger*. Mean and standard deviation are shown above the range. LRC: snout-vent length, ACA: head width, LCA: head length, OJN: eye-nostril distance, INA: internarial distance, TIB: tibia length, PIE: foot length, TAR: tarsus length, ANT: forearm length, MAN: hand length, PUL: thumb length.

	Chimborazo			Bolívar		Cañar						Azuay							Morona Santiago
	Atillo		Palmira	Salinas		Biblián	El Tambo		Ingapirca		Culebrillas	Cutchil	Girón- Portete		Gualaceo		Matanga	Vía a Palmas	Sapote
	♂♂ (n = 1)	♀♀ (n = 1)	(n = 1)	(n = 7)	(n = 5)	(n = 5)	(n = 1)	(n = 2)	(n = 1)	(n = 2)	(n = 1)	(n = 1)	(n = 1)	(n = 2)	(n = 3)	(n = 1)	(n = 3)	(n = 1)	(n = 1)
LRC	58.1	58	54.1	69.2 ± 4.9 (63.5-76.7)	72.2 ± 5.6 (64.8-77.6)	64.7 ± 2.4 (61.3-66.5)	52.3	57.0 (56.3-57.7)	60.1	61.2 (56.9-65.1)	63.7	58.6	65.8	67.9 (66.5-69.4)	55.1 ± 3.0 (52.4-58.4)	61.4	61.5 ± 2.4 (59.1-63.8)	65	72.8
ACA	20	19.9	20.5	23.3 ± 0.8 (21.7-24.2)	23.7 ± 1.8 (22.2-26.6)	23.1 ± 0.6 (22.5-24.0)	20.7	20.5 (19.8-21.2)	20.4	21.8 (20.7-23.2)	20.4	23.5	23.8	25.7 (25.6-25.9)	20.8 ± 0.8 (20.1-20.7)	23.8	21.9 ± 1.5 (20.9-23.6)	23.6	28
LCA	17.4	16.5	17.9	20.3 ± 1.6 (19.1-22.5)	19.6 ± 1.4 (18.9-21.7)	21.2 ± 1 (20.4-22.9)	17.8	18.1 (16.2-20.1)	19.1	19.4 (18.3-20.3)	19.7	23	22.1	24.3 (23.8-24.8)	20.3 ± 0.1 (20.3-20.4)	22.6	19.9 ± 1.1 (19.2-21.2)	21.5	24.6
OJN	3.8	3.8	3.8	4.2 ± 0.5 (3.5-5.0)	4.1 ± 0.4 (3.5-4.6)	4.2 ± 0.2 (3.9-4.4)	3.5	3.8 (3.5-4.1)	3.4	4.1 (3.3-4.5)	4.2	3.6	4.1	4.5 (4.2-4.8)	3.9 ± 0.1 (3.8-4.0)	3.9	4.2 ± 0.3 (4.0-4.05)	4.4	4.9
INA	4.7	4.4	4.4	4.7 ± 0.3 (4.4-5.1)	5.1 ± 0.3 (4.8-5.5)	4.8 ± 0.5 (4.4-5.7)	4.2	3.9	4.7	4.4 (4.3-4.6)	4.5	5.1	5.3	5.2 (5.0-5.3)	4.8 ± 0.3 (4.5-5.2)	4.9	4.7 ± 0.1 (4.6-4.8)	5.1	5.1
TIB	26.1	26.3	27	31.6 ± 1.9 (29.5-34.7)	31.9 ± 1.3 (30.3-33.1)	26.7 ± 1 (26.1-27.9)	24.7	24.5 (23.5-25.4)	27.8	27.9 (26.8-29.1)	25.7	26.8	29.7	28.7 (28.4-29.0)	25.3 ± 0.7 (24.8-26.0)	27.8	26.7 ± 0.3 (26.3-26.9)	30.4	31
PIE	26	30.7	29.3	35.4 ± 2.7 (32.7-38.0) (n = 3)	34.7 ± 1.9 (33.4-36.1) (n = 2)	29.7 ± 1.6 (29.2-31.2)			29.9	29.9 (n = 1)	31.4	29.8	29.6	31.1 (30.9-31.4)	28.5 ± 0.6 (27.9-29.1)	31.8	28.9 ± 1.9 (27.1-31.0)	31.8	33.6
TAR	16.2	16	15.9	19.8 ± 1.1 (18.1-21.0)	18.7 ± 0.3 (18.5-18.9) (n = 2)	17.1 ± 1.3 (16.1-19.2)	16.6	15.8 (15.4-16.1)	16.5	18.8 (n = 1)	16	16.3	18.6	18.2 (17.9-18.5)	15.6 ± 0.7 (14.9-16.3)	17.1	17.7 ± 0.9 (16.8-18.5)	19	18.4
ANT	16.5	15.7	16.1	20.0 ± 1.0 (19.0-21.1) (n = 3)	19.8 ± 0.8 (19.2-20.4) (n = 2)	17.8 ± 0.8 (16.8-18.7)			17.2	18.7 (n = 1)	17.6	18.1	20.2	20.2 (19.9-20.5)	17.0 ± 1.0 (15.9-17.8)	18.5	17.8 ± 1 (16.7-18.5)	19.1	20.1
MAN	13.4	16	15.3	17.0 ± 1.4 (15.8-18.6) (n = 3)	18.0 ± 1.1 (17.2-18.8) (n = 2)	16.7 ± 0.9 (15.6-17.7)			15.6	16.2 (n = 1)	14.8	17.2	16.7	17.0 (16.6-17.4)	15.3 ± 0.9 (14.3-15.8)	17.2	16.3 ± 0.3 (15.9-16.6)	17.2	17.8
PUL	13.4	14.1	14.1	15.5 ± 1.6 (14.2-17.3)	16.5 ± 0.5 (16.2-16.9)	14.9 ± 0.6 (14.1-15.7)			13.9	15.4 (n = 1)	13.6	14.7	16.0	15.8 (15.3-16.3)	13.8 ± 0.7 (13.0-14.5)	15.4	14.2 ± 0.5 (13.8-14.7)	15.8	16.1

TABLA 3. Medidas (mm) de renacuajos de *Telmatobius niger* en varios estadios de desarrollo (GOSNER, 1960) procedentes de seis localidades (* especímenes en mal estado de conservación). LT: longitud total, LC: longitud del cuerpo, AnC: anchura de la cabeza, AlC: altura del cuerpo, LCo: longitud de la cola, DO: diámetro del ojo, ADO: anchura del disco oral, DIO: distancia interorbital, DIN: distancia internarinas, MAC: máxima altura de la cola, AlMC: altura del músculo de la cola, AnMC: anchura del músculo de la cola. QCAZ: Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador.

TABLE 3. Measurements (mm) of tadpoles of *Telmatobius niger* in different development stages (GOSNER, 1960), from six localities (* poorly preserved specimens). LT: total lenght, LC: body lenght, AnC: body width, AlC: body height, LCo: tail lenght, DO: eye diameter, ADO: oral disc width, DIO: interorbital distance, DIN: internarial distance, MAC: maximun tail height, AlMC: tail muscle height, AnMC: tail muscle width. QCAZ: Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador.

Localidad	Chimborazo, Atillo									Bolívar, Salinas		Cañar, Ingapirca		Azuay, Palcacocha							Azuay, Tres Cruces			Morona Santiago, Matanga
QCAZ #	3924				3333	7160			12160	2785		2788		3336							3466			3283
Estadio	25*	25	25	29	31	35	37	39	44*	36	38	36	38	31	31	33	34	35	42	43	28	30	38	43
LT	46.8	50.8	65.2	59.3	79.4	82.5	86.3	91.7	50.3	83.9	88.6	75.3	79.4	70.2	70.6	72.5	60.5	75.2	56.6	53.6	75.6	79.7	69.9	60.0
LC	18.6	20.1	23.8	22.5	28.6	29.7	29.1	31.4	27.8	28.7	30.2	26.6	29.4	25.6	26.5	27.7	24.8	27.6	22.3	26.2	28.4	31.3	30.6	27.0
AnC	12.8	12.1	14.4	13.8	18.0	19.9	20.1	20.4	–	19.0	23.5	17.8	18.9	15.2	15.9	16.3	15.1	16.6	13.0	14.8	16.9	19.6	22.1	15.8
AlC	7.6	8.4	9.6	11.0	13.7	13.4	13.9	15.2	–	12.6	15.5	11.5	12.7	9.9	10.1	10.7	8.5	10.6	8.9	9.6	13.1	14.4	16.1	12.4
LCo	28.2	30.7	41.4	36.8	50.8	52.8	57.2	60.3	22.6	55.2	58.4	48.7	49.9	44.6	44.1	44.8	35.6	47.5	34.4	27.4	47.2	48.4	39.4	33.0
DO	2.2	1.6	2.2	2.0	3.0	2.8	3.0	3.3	3.6	2.9	3.1	2.7	3.0	2.6	3.1	2.7	2.9	2.7	3.2	3.2	2.9	3.2	3.3	3.6
ADO	5.8	5.3	6.8	6.9	6.4	7.7	7.8	7.5	9.3	7.0	7.6	7.1	7.3	5.9	6.9	7.4	5.2	6.7	6.1	7.6	6.8	8.8	8.5	8.1
DIO	4.4	5.1	6.5	5.9	8.3	8.8	9.1	7.2	8.1	8.0	8.6	8.0	8.3	6.7	7.3	8.3	7.6	8.5	6.8	7.5	7.4	8.7	8.9	8.5
DIN	3.1	3.5	4.7	3.8	5.4	5.8	5.4	4.4	2.3	5.3	5.7	4.9	4.9	4.6	5.2	4.9	5.4	5.1	3.5	2.8	5.3	5.1	5.4	3.9
MAC	6.1	7.2	11.8	9.3	14.5	14.8	16.2	17.9	6.4	15.8	17.5	14.6	15.3	9.0	11.8	12.7	9.8	12.3	7.7	6.2	13.4	14.2	19.3	8.8
AlMC	5.1	5.8	7.3	7.0	8.3	9.1	10.3	10.3	5.8	10.9	10.8	9.3	10.4	7.8	7.3	8.1	7.0	5.7	6.1	6.4	8.5	9.3	9.4	7.0
AnMC	3.5	3.9	4.8	5.3	6.8	6.6	6.1	7.7	4.0	7.6	8.7	7.2	7.3	5.5	5.5	5.1	4.3	4.6	3.6	4.9	5.8	6.2	7.0	4.2

Se realizaron diagnósticos de quitridiomicosis, para lo cual se analizaron especímenes que en el momento de su colección estuvieron muertos, moribundos o enfermos. El diagnóstico se realizó mediante raspados de piel, sin tinción, observados al microscopio óptico. Además se hicieron rutinas histológicas de cortes transversales de 6 μm de la piel del parche pélvico, teñido con eosina y hematoxilina (BERGER *et al.*, 1999).

El declive de las poblaciones de anfibios podría estar relacionado con patrones climáticos anormales. Por tanto, se analizó la información climatológica (precipitación total y temperatura media mensuales) de tres estaciones meteorológicas cercanas a localidades de colección de *Telmatobius*: Cañar (2° 33' 5" S, 78° 56' 15" O, 3083 m), Biblián (2° 42' 32" S, 78° 53' 30" O, 2640 m) y Gualaceo (2° 52' 55" S, 78° 46' 35" O, 2360 m) (Fig. 1). Esta información se obtuvo de los anuarios meteorológicos del Instituto Nacional de Meteorología e Hidrología (INAMHI) de 1961 a 1996 y de informes del INAMHI no publicados de 1997 a 2003. Se analizaron 43 años de información climatológica en el periodo 1959-2003. Por medio de regresiones simples y ANOVAs, la serie más completa (Cañar) fue utilizada para predecir y completar los datos ausentes de las estaciones meteorológicas de Gualaceo y Biblián: temperaturas medias mensuales ($F = 55.772$, $p <$

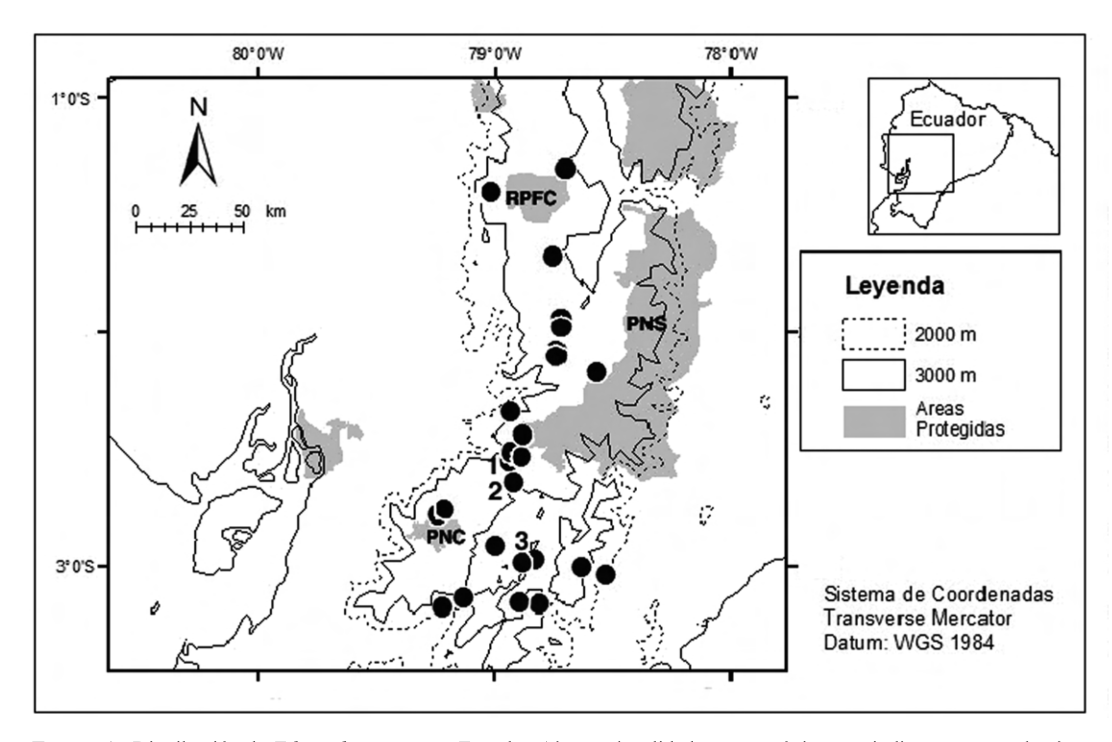


FIGURA 1. Distribución de *Telmatobius niger* en Ecuador. Algunas localidades muy próximas se indican con un solo símbolo. Los números indican la ubicación de las estaciones meteorológicas analizadas. Nótese la poca cobertura de las localidades de colección por el Sistema Nacional de Áreas Protegidas de Ecuador. 1: Cañar, 2: Biblián, 3: Gualaceo, RPFC: Reserva de Producción Faunística Cuyabeno, PNS: Parque Nacional Sangay, PNC: Parque Nacional Cajas.

FIGURE 1. Distribution of *Telmatobius niger* in Ecuador. Nearby localities are grouped in a single symbol. The numbers indicate the meteorological stations considered. Note the scarce number of collecting localities within the National System of Protected Areas. 1: Cañar, 2: Biblián, 3: Gualaceo, RPFC: Reserva de Producción Faunística Cuyabeno, PNS: Parque Nacional Sangay, PNC: Parque Nacional Cajas.

0.001 y F = 52.023, p < 0.001 respectivamente) y precipitación total mensual (F = 204.826, p < 0.001 y F = 179.538, p < 0.001 respectivamente). Posteriormente, se recalcularon los promedios anuales de temperatura y el total de precipitación anual. Para conocer si existen diferencias significativas entre las temperaturas promedio entre décadas (1960-69, 1970-79, 1980-89, 1990-99) se compararon entre sí los promedios mensuales de cada década por medio de pruebas de *t* pareadas. Para evaluar el incremento promedio de temperatura entre las décadas de 1960-69 y 1990-99 se calculó el promedio de las diferencias en la temperatura media mensual para cada década. Para determinar el incremento de la temperatura en los últimos 44 años se calculó el promedio de las diferencias de las temperaturas medias mensuales entre los años 1960 y 2003. Se determinaron los años estadísticamente anormales en el periodo 1980-1995, comparando por medio de la prueba de rango con signo de Wilcoxon, la temperatura promedio mensual y la precipitación total mensual de cada año con el promedio mensual de los mismos parámetros para el periodo completo (1959-2003). Para determinar los años simultáneamente cálidos y secos se restaron los datos de temperatura media y precipitación total anuales transformados a unidades de desviación estándar. Para los análisis estadísticos de promedios o totales anuales, no se consideraron los años a los que les faltaban datos de más de un mes (en la mayor parte de los casos 1961, 1999, 2000 y 2001). Los cálculos estadísticos se hicieron con StatView® 4.51 (ABACUS CONCEPTS, 1992-1995).

DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES

Telmatobius cirrhacelis

Trueb (1979) (Fig. 2E)

Holotipo: KU 165991, hembra adulta, procedente de 13 km E de Loja (Abra de Zamora), provincia Loja, Ecuador, 2850 m, colectado por W.E. Duellman el 8 de marzo de 1975.

Descripción: La descripción original de TRUEB (1979) es adecuada e incluye lo siguiente: diagnosis, comparación con otras especies ecuatorianas, descripción del holotipo, color en vida y en preservante, osteología, variación morfológica, etimología, distribución, notas ecológicas y comportamentales. Adicionalmente, provee ilustraciones de: paratopotipo macho adulto (KU 165989, vista dorsolateral), palma y planta del holotipo, cráneo (vistas dorsal y ventral), columna vertebral (vista dorsal) y cintura pélvica (vista derecha) de un paratopotipo macho adulto (KU 165989).

Telmatobius cirrhacelis se distingue de sus congéneres ecuatorianos por las manchas naranja en el dorso del cuerpo y extremidades, por la forma bufoniforme de la cabeza y por tener las patas posteriores más largas (TRUEB, 1979).

Color en vivo: TRUEB (1979) describe el color del holotipo como sigue: dorso café chocolate oscuro con machas redondas naranja. Los flancos y superficies anteriores de los muslos café oliva. Vientre marrón naranja pálido bañado de gris. Iris gris oliváceo con reticulaciones finas negras. Otra hembra de las lagunas del Compadre, provincia Loja (EPN 1737) (Fig. 2E) es similar y tiene el dorso casi negro, el dorso de los dedos I–II del pie es predominantemente naranja (bañado con un poco de gris), al igual que las membranas interdigitales, mientras que en el dorso de los dedos IV y V predomina el gris.

Variación intrapoblacional: La variación morfométrica de los especímenes adultos analizados se encuentra en la Tabla 1.

Renacuajo: El renacuajo es desconocido.

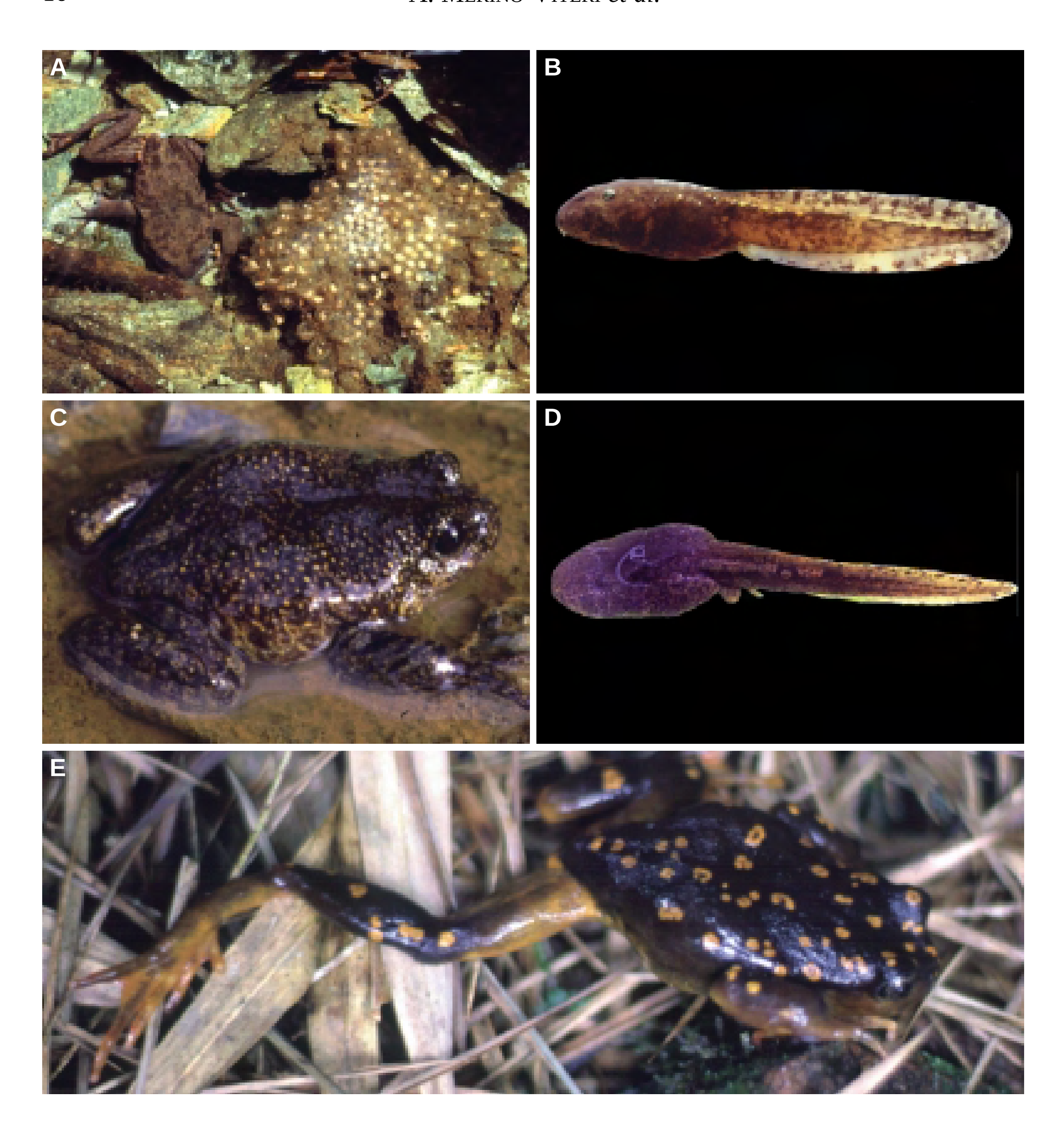


FIGURA 2. (A) Macho de *Telmatobius niger* (QCAZ 2467) junto a la puesta. (B) Renacuajo de *T. niger* de Atillo (provincia Chimborazo) (sin número asociado). (C) Hembra de *T. vellardi* (QCAZ 654). (D) Renacuajo de *T. vellardi* (QCAZ 388). (E) Hembra de *T. cirrhacelis* (EPN 1737).

FIGURE 2. (A) Male of *Telmatobius niger* (QCAZ 2467) with a clutch. (B) Tadpole of *T. niger* from Atillo (province Chimborazo) (no collection number). (C) Female of *T. vellardi* (QCAZ 654). (D) Tadpole of *T. vellardi* (QCAZ 388). (E) Female of *T. cirrhacelis* (EPN 1737).

Distribución, ecología e historia natural: Se conoce sólo de tres localidades, en el Abra de Zamora y estribaciones orientales de la Cordillera Oriental de los Andes en las provincias de Loja y Zamora Chinchipe al sur de Ecuador (Fig. 3). Su distribución incluye un

área aproximada de 107.9 km², en un rango altitudinal entre 2700 a 3200 m. El 95% (102.3 km²) del área estimada de su distribución está incluida en el Parque Nacional Podocarpus. Su distribución ecológica abarca al Bosque de neblina montano del sector Sur de la Cordillera Oriental, y al Matorral húmedo montano del sector Sur de los valles interandinos.

Según TRUEB (1979) y nuestros datos, su hábitat incluye áreas con vegetación natural. El hábitat típico de esta especie es frío, húmedo y ventoso, está dominado por capas gruesas de musgo, líquenes, plantas hepáticas, arbustos densos, bromelias y bambúes. TRUEB (1979) reporta que durante el día, algunos individuos fueron colectados bajo piedras y en la noche, el holotipo estaba activo y fue colectado en un dique junto a la carretera.

No hay estimaciones poblacionales de esta especie; sin embargo, existen datos de esfuerzo de captura que se resumen en la Tabla 4 (véase Ausencia de *Telmatobius* en Ecuador).

Etimología: Según TRUEB (1979) su nombre proviene del griego *kirrhos* que significa coloreado de naranja, amarillo, leonado y *kelis* que significa mancha redonda. Ello hace referencia a las brillantes manchas redondas, naranja que caracterizan a esta especie. FRANK & RAMUS (1996) designaron el nombre común en inglés, "Loja water frog".

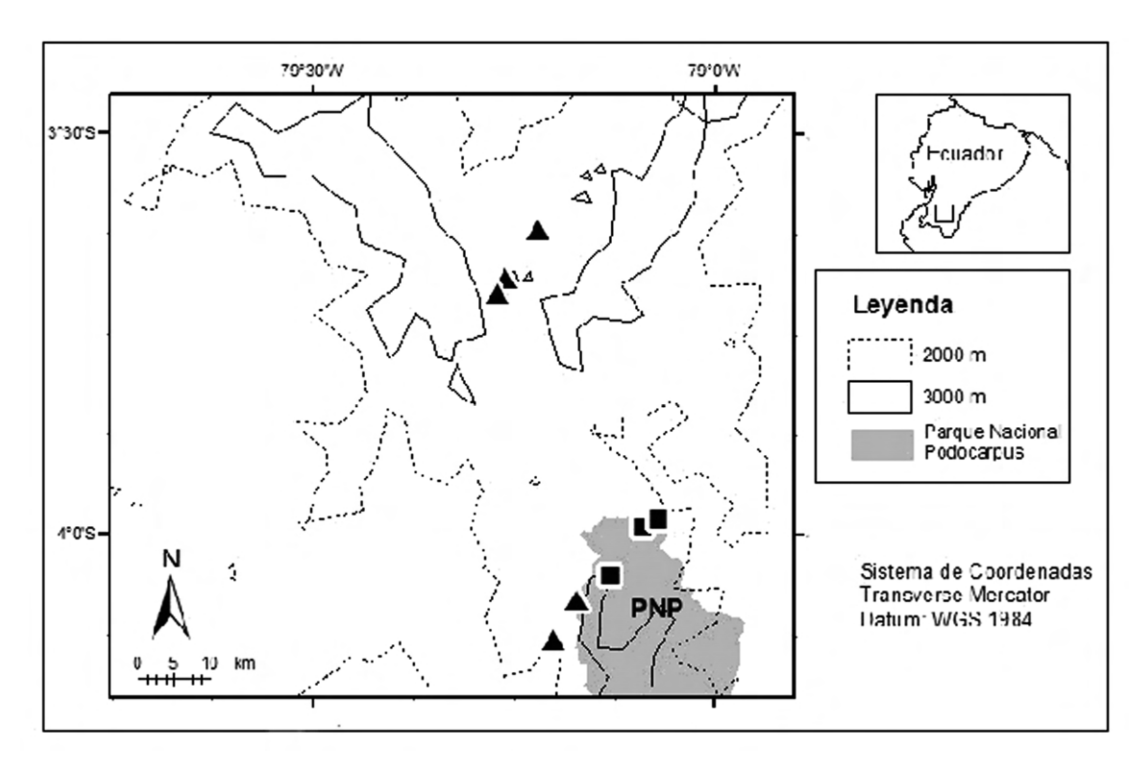


FIGURA 3. Distribución de *Telmatobius vellardi* (s) y *T. cirrhacelis* (n) en Ecuador. Algunas localidades muy próximas se indican con un solo símbolo. PNP: Parque Nacional Podocarpus.

FIGURE 3. Distribution of *Telmatobius vellardi* (s) and *T. cirrhacelis* (n) in Ecuador. Several nearby localities are indicated with a single symbol. PNP: Podocarpus National Park.

TABLA 4. Datos de presencia/ausencia, abundancia y esfuerzo de captura de *Telmatobius* de Ecuador entre 1968 y 2005.
TABLE 4. Presence/absence, abundance, and collecting effort of Ecuadorian *Telmatobius* between 1968 and 2005.

Especie	Fecha	Localidad	Tiempo de muestreo (min/pers)	Abundancia absoluta (total de individuos registrados)	Abundancia relativa (ind/pers/min)
T. niger	26 julio 1970	Cañar, 8Km NO de Biblián	135	12	0.09
	11 marzo1975	Chimborazo, desierto de Palmira	180	6	0.02
	6 enero 1995	Chimborazo, Atillo	?	0	0
	19 diciembre 1998	Azuay, Las Tres Cruces	?	0	0
	9 septiembre 2001	Azuay, vía Gualaceo-Limón	?	0	0
	14 septiembre 2001	Azuay, vía Gualaceo-Limón	?	0	0
	1 enero 2002	Chimborazo, Guamote	?	0	0
	26 mayo 2002	Chimborazo, Atillo	?	0	0
	15 junio 2002	Chimborazo, Atillo	?	0	0
	9 agosto 2003	Azuay, Las Tres Cruces	?	0	0
	30 abril 2005	Azuay, Las Tres Cruces	240	0	0
T. vellardi	16 junio 1968	Loja, San Lucas	300	6	0.02
T. cirrhacelis	julio 1987	Zamora Chinchipe, Abra de Zamora	?	0	0
	26 agosto 1987	Zamora Chinchipe, Abra de Zamora	?	0	0
	9 enero 1990	Zamora Chinchipe, Abra de Zamora	?	0	0
	24 mayo 1992	Zamora Chinchipe, Abra de Zamora	?	0	0
	15 febrero 1994	Zamora Chinchipe, Abra de Zamora	?	0	0
	19 agosto 1999	Zamora Chinchipe, Abra de Zamora	?	0	0
	24 septiembre 2001	Zamora Chinchipe, Abra de Zamora	?	0	0
	27 septiembre 2001	Zamora Chinchipe, Abra de Zamora	?	0	0
	diciembre 1994	Loja, lagunas del Compadre	?	0	0
	30 agosto 1998	Loja, lagunas del Compadre	?	0	0

Telmatobius niger Barbour & Noble (1920) (Figs. 2A, B)

Telmatobius cinereus Noble 1921, AMNH 13968 de "Bestión, [Provincia Azuay] Ecuador" (sinonimia *fide* TRUEB, 1979).

Holotipo: MCZ 3037, una hembra adulta proveniente del desierto de Palmira, Ecuador, colectado por Thomas Barbour en 1909.

Descripción: La descripción original de BARBOUR & NOBLE (1920) está basada solamente en el tipo (aunque se menciona la existencia de siete u ocho especímenes en la serie tipo). Ellos proveen una diagnosis breve, una discusión sobre la localidad tipo y la descripción del tipo. Esta última, además incluye datos de cinco variables morfométricas. BARBOUR & NOBLE (1920) (Fig. 4) presentan dibujos esquemáticos del pie, mano, y boca abierta del tipo. Una descripción más completa se encuentra en TRUEB (1979), quien examina especímenes de otras localidades y los incluye bajo este taxón nominal. TRUEB (1979) redescribe el holotipo, clarifica la ubicación de la localidad tipo, provee una diagnosis más detallada y datos e información sobre variación individual, intrapoblacional, interpoblacional, sexual, ontogenética, color en vivo y en preservante, osteología, larva, distribución, ecología, y comportamiento. Además, TRUEB (1979) justifica la sinonimia de *Telmatobius cinereus* con *T. niger*.

TRUEB (1979) provee ilustraciones de lo

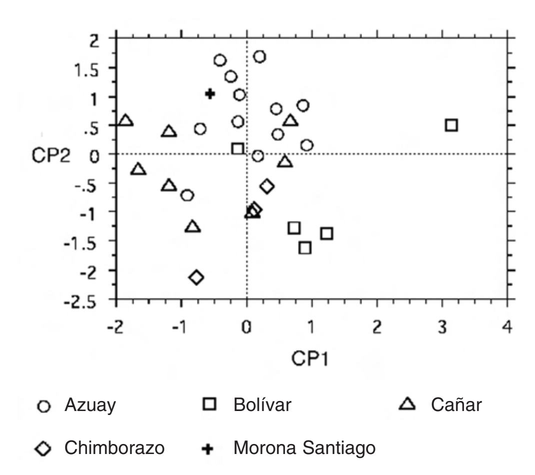


FIGURA 4. Ejes I y II del análisis de componentes principales de cinco poblaciones de *Telmatobius niger* basado en 10 variables morfométricas corregidas para la variación del tamaño.

FIGURE 4. Axes I and II of the principal component analysis of five populations of *Telmatobius niger* based on 10 morphometric characters corrected for variation in size.

siguiente: hembra adulta (KU 165971, vista dorsolateral) y renacuajo topotípicos (KU 166237, vista lateral); vistas dorsales y ventrales de una serie de especímenes de las provincias de Imbabura (véase Distribución), Chimborazo y Morona Santiago; palma y planta de un espécimen de 10 km SO de Victoria del Portete, 2900 m, provincia Azuay (KU 131784).

TRUEB (1979) provee descripciones del cráneo, cinturas escapular y pélvica, columna vertebral, y miembros anteriores, las cuales se complementan con ilustraciones de vistas dorsal y ventral del cráneo, vista dorsal de la columna vertebral y vista derecha de la cintura pélvica. Estas descripciones osteológicas están basadas en un espécimen (KU 131796) procedente de Cañar, 2600 m, provincia Cañar.

Dos recién metamorfoseados (QCAZ 3336) de Las Tres Cruces tienen una LRC de 24.8 y 25.6 mm, mientras que uno (QCAZ 3282) de Matanga tiene 24.7 mm.

Telmatobius niger se distingue de sus congéneres ecuatorianos por su piel dorsal lisa con poca o ninguna granulación fina, su coloración dorsal, el crema rosáceo (contrastante con las zonas adyacentes en vida) de los extremos de los dígitos, y la presencia de manchas amarillo-naranja ventrales en vida.

Color en vivo: TRUEB (1979) realiza una descripción combinada de especímenes de varias localidades sin mencionar su procedencia exacta. Otros especímenes examinados por nosotros varían según se indica a continuación. Macho topotípico (EPN 3107): Dorso café. Vientre bermellón. Muslos de las patas posteriores bermellón más intenso que el ventral. Iris negro con reticulaciones doradas (notas de campo de AA, 3 febrero 1987). Macho QCAZ 44 (QCAZ transparencia 1091) de Salinas, provincia Bolívar: dorso café, moteado con manchas negras dispersas. Vientre reticulado de manchas café grisáceo y amarillo-naranja. Extremos de dígitos de manos y pies blanquecino-rosáceo en contraste a la falange café del dedo. Membranas interdigitales de pies café grisáceo con el margen interior naranja amarillento. Tubérculos subarticulares de manos y pies, palmares y plantares interior y exterior blanco rosáceo, en contraste con el café grisáceo de las zonas adyacentes. Iris grisáceo. EPN 3116-18 de Apagua (7 km S de Salinas), provincia Bolívar: dorso café sepia, vientre anaranjado con café (notas de campo de AA, 11 junio 1987). Macho QCAZ 2467 (QCAZ transparencia 1084) de Atillo, provincia Chimborazo: similar al anterior excepto que el color de las zonas ventrales es naranja-rojizo. Hembra QCAZ 2468 (QCAZ transparencia 1081) de Atillo, provincia Chimborazo: aunque es similar a los dos anteriores, tiene algunas diferencias notorias; dorso y zonas ventrales café amarillento con manchas café oscuro contrastantes. Labio superior café oscuro, dos bandas labiales verticales café oscuro

en el maxilar superior y una banda cantal que se continúa en el margen inferior del pliegue supratimpánico. Tubérculos palmares grises y no contrastantes con las zonas adyacentes. Márgenes interior y exterior amarillentos en las membranas interdigitales entre los dedos I y IV del pie. Un juvenil recién metamorfoseado QCAZ 12144 (QCAZ transparencia 1118-20) de Atillo es café amarillento densamente moteado de café oscuro. En una vista ventral de una hembra (sin número asociado, QCAZ transparencia 1085) de Cañar, los tubérculos subarticulares, palmares y plantares son grises y no contrastan con las zonas adyacentes. El vientre es café grisáceo con amarillento anteriormente y amarillento-naranja hacia los muslos.

Variación interpoblacional: TRUEB (1979) provee datos y analiza la variación interpoblacional de colores, patrones de coloración y variables morfométricas. Su análisis no revela diferencias obvias entre poblaciones en cuanto a colores y patrones de coloración dorsal y ventral. Por otra parte, analiza el tamaño de los machos y la relación entre la longitud de las patas posteriores (longitud del pie y tarso) y la longitud rostro-cloacal y encuentra diferencias notorias entre poblaciones, aunque sin mayor soporte estadístico debido al pequeño tamaño de las muestras. Según TRUEB (1979), los machos y las hembras de Sapote (Morona Santiago) y los machos de Llapín y Cuenca (Azuay) son más grandes que los de otras poblaciones examinadas. Además encuentra que los machos del desierto de Palmira y de Morona Santiago tienen patas posteriores proporcionalmente más largas que los de otras poblaciones.

Comparaciones morfométricas: En la Tabla 2 se indica la variación de las medidas de especímenes de 13 localidades utilizados en las comparaciones morfométricas.

Se extrajeron tres componentes con valores eigen > 1.0 de 29 especímenes pertenecientes a cinco poblaciones de *Telmatobius niger*. Los ejes explican el 72.2% de la variación total. En el componente principal CP I, las cargas mayores son de la longitud del pulgar y del antebrazo. En el CP II, las cargas mayores están dadas por la longitud y ancho de la cabeza. Hay solapamiento en el espacio morfométrico entre todas las poblaciones (Fig. 4).

Renacuajo: TRUEB (1979) describe brevemente e ilustra un renacuajo topotípico (presumiblemente en estadio 37 o 38 de Gosner) en base a un espécimen (KU 166237) procedente del desierto de Palmira, a 2.5 km al sur de Palmira, 3110 m, provincia Chimborazo. Otras larvas examinadas por nosotros provienen de seis localidades. Su variación morfométrica, estadios de desarrollo y localidades de procedencia se indican en la Tabla 3. Un renacuajo de Atillo (provincia Chimborazo) se muestra en la Fig. 2B.

La siguiente descripción está basada en una larva (QCAZ 2785) colectada en el río Salinas, Salinas, provincia Bolívar, el 18 de julio de 1989 por Luis A. Coloma y Luis E. López. Esta larva está en estadio 36 y pertenece al gremio ecomorfológico exotrófico, lótico y béntico. En vista dorsal, cuerpo subelíptico, más ancho al nivel posterior al espiráculo. Hocico redondeado. Ojos relativamente pequeños (LC cerca de 9.9 veces mayor que DO), separados por una distancia 1.5 veces la distancia internarinas, dirigidos y en posición más dorsal que lateral. Narinas externas ovales, localizadas dorsolateralmente, a un poco más de la mitad de la distancia entre el margen anterior del hocico y el margen anterior del ojo.

En perfil, cuerpo aplanado (AnC/AlC = 1.5), hocico redondeado. Disco oral posteriormente emarginado. Espiráculo en el lado izquierdo, en posición ventrolateral, sin pared interna y la apertura orientada ventrolateralmente. Abertura espiracular elíptica. Musculatura caudal conspicua. Membrana

dorsal de la cola no extendiéndose al cuerpo, ligeramente convexa, y alcanzado su máxima altura cerca de la mitad de la longitud de la cola. Extremo de la cola redondeado. Membrana caudal ventral ligeramente curva hacia el extremo distal; su tamaño se incrementa ligeramente en las tres cuartas partes de su longitud. Empieza justo posterior al tubo cloacal. Tubo cloacal dextrógiro, expandido, unido a la musculatura y membrana caudal. Patas posteriores con los dedos III y V separados. Sistema de línea lateral conspicuo con dos líneas, que empiezan desde el margen del hocico, una supraorbital bordea la zona interior de la narina y ojo y se une por detrás de los ojos con la otra línea infraorbital que atraviesa la zona loreal y el borde inferior del ojo. Otra línea postorbital no muy conspicua recorre desde detrás de los ojos y a través de la zona dorsolateral del cuerpo y por el margen superior en la zona media de la musculatura caudal superior hasta cerca de la mitad de la cola, en donde desaparece.

Disco oral ventral transversalmente elíptico; labio anterior con dos filas de papilas cónicas, marginales, interrumpido por un espacio libre equivalente a dos cuartos del margen anterior del labio; labio posterior emarginado, bordeado de dos filas de papilas cilíndricas a ligeramente cónicas. Fórmula de filas de dientes labiales (LTRF) 2(2)/3; filas de dientes labiales con espacios asimétricos vacíos causados por pérdidas de dientes; ca. 8 papilas intramarginales laterales, más grandes que las labiales, al nivel del extremo distal del pico mandibular anterior. Picos mandibulares poco queratinizados de aproximadamente el mismo tamaño, no aserrados en el margen interno. Proceso lateral del pico mandibular acusado.

En preservante, dorso, flancos y musculatura caudal café grisáceo con manchas redondas dispersas, no muy conspicuas. Áreas no pigmentadas incluyen al tubo cloacal, parte de las membranas caudales, en especial la ventral, disco oral, y zonas ventrales de cuerpo y patas posteriores. Musculatura caudal con motas en mayor densidad hacia el extremo distal. Membranas caudales con motas dispersas y abundantes en la dorsal y en menor cantidad en la ventral; esta última casi no tiene manchas en su primer quinto proximal. Zona ventral del cuerpo transparente, excepto por unas pocas motas pequeñas a los lados anteriores y más grandes posteriores.

Otras larvas, en general son similares a la descrita y varían según se indica en la Tabla 3 y a continuación: QCAZ 2785 (estadio 38), de Salinas, espiráculo con pared interna libre del cuerpo, pico mandibular anterior sin queratina. QCAZ 3333 (estadio 25), de Atillo, dorso café uniforme, picos mandibulares bien queratinizados. QCAZ 3924 (estadio 29), de Atillo, dorso con motas esparcidas, pico mandibular posterior sin queratina. QCAZ 2788 (estadios 36, 38), de Ingapirca, dorso con motas redondas y puntos bien definidos respectivamente, ambos renacuajos con motas en membranas caudales que tienden a concentrarse hacia los márgenes, ambos con picos anteriores mandibulares poco queratinizados. QCAZ 3466 (estadios 28, 30, 38), de las Tres Cruces, dorso con motas conspicuas en larvas de estadios 30 y 38, picos mandibulares de las tres larvas con poca queratinización. Piel de partes del dorso de tres larvas, QCAZ 3466 (estadios 28 y 30) y QCAZ 3924 (estadio 29), anormalmente desprendida de la musculatura subyacente.

Distribución, ecología e historia natural: *T. niger* es la especie con el más amplio rango de distribución de los *Telmatobius* de Ecuador. Su rango latitudinal se extiende en el norte desde la provincia Chimborazo hasta la provincia Azuay en el sur. Comprende un área aproximada de 9675 km^2, en un rango altitudinal entre 2469 a 4000 m. El 9.7% (942.5 km^2) del área estimada de su distribu-

ción está incluida en el Sistema Nacional de Áreas Protegidas de Ecuador, mayormente en el Parque Nacional Cajas. Dos especímenes (BM 78.1.25.25-26) provenientes de Intac, provincia Imbabura, pertenecientes a las colecciones de Clarence Buckley depositadas en el Museo Británico, son de localidad dudosa. La procedencia de varios anfibios y reptiles de dicha localidad ha sido cuestionada por PETERS (1954-1955) y SAVAGE (1960). Al parecer habría un error también en este caso. Estos especímenes de Intac son el único registro de *Telmatobius* en los Andes del norte de Ecuador (provincia Imbabura) y no hay registros en una distancia de aproximadamente 191 km (en línea recta) a la localidad más cercana en la provincia Tungurahua. En las áreas intermedias (provincias Pichincha y Cotopaxi) los esfuerzos de colección herpetológica han sido relativamente extensos y consideramos improbable que esta especie haya pasado desapercibida.

La distribución ecológica de *T. niger* abarca al bosque de neblina montano del sector sur de la Cordillera Occidental y Oriental de los Andes, al matorral húmedo de los Andes del norte y centro, al páramo herbáceo, al bosque siempre verde montano alto de los Andes orientales y occidentales, y al matorral seco montano de los Andes del norte y centro.

TRUEB (1979) provee algunos datos de ecología e historia natural. Menciona que habitan principalmente los páramos cerca de riachuelos y ríos. Los adultos durante el día se encontraron bajo piedras dentro o al borde del agua y los subadultos se encontraron entre 1–25 m del borde de los riachuelos, en condiciones más secas. Durante la noche los adultos eran vistos sentados en el agua a la orilla o en terraplenes de los riachuelos.

EPN 3107, 3110, 3112 fueron recolectados en riachuelos fuera del agua, los dos últimos entre las 19:45 y 21 h; EPN 1893-95 se encontraron en una charca; EPN 3108, 3109, 3114, 3116-18 fueron recolectados sumergidos en riachuelos entre las 16:15 y 21:00 h; en Apagua (provincia Bolívar) se observaron varios individuos por la noche con su cabeza fuera del agua (notas de campo de AA, febrero y junio 1987 en cinco localidades de las provincias Bolívar, Chimborazo, Cañar y Azuay).

Un macho (QCAZ 2467) fue encontrado junto a una puesta (QCAZ 26054) (Fig. 2A) en la laguna Negra (lagunas de Atillo), 3600 m, páramos de Atillo, provincia Chimborazo. Fueron encontrados en el riachuelo que sale de la laguna hacia el lado oriental. Estaban bajo una piedra sumergida en el agua, la temperatura del agua fue de 13ºC a las 10:00 h. La puesta tiene forma de racimo, con el ápice inferior fijado al sustrato (notas de campo de LAC, 6 octubre 1991). La puesta mide aproximadamente 10.4 cm de diámetro máximo y tiene cerca de 450 huevos (438 + ca. 10 no colectados) con embriones en estadios 9 y 10 de Gosner. Los huevos tienen el polo animal pigmentado y un diámetro promedio de 2.58 mm (n = 30). Presumiblemente, el macho junto a la puesta realizaba cuidado parental.

No hay estimaciones poblacionales de esta especie; sin embargo, existen datos de esfuerzo de captura que se resumen en la Tabla 4 (véase Ausencia de *Telmatobius* en Ecuador).

Etimología: BARBOUR & NOBLE (1920) no proveen una explicación de la etimología del nombre específico, pero presumiblemente *niger* deriva del adjetivo latino *niger,* el cual significa negro. *Kayla* es un nombre común aplicado a los *Telmatobius* por los campesinos (indígenas Quichua y mestizos) de las provincias de Bolívar y Chimborazo (notas de campo de LAC, 7 diciembre 1984 y julio 1987 en Salinas y Atillo respectivamente). *Kayla* o *Kayra* son palabras que provienen del lenguaje Mayan (origen: Chol-Cakchiquel) y etimológicamente significan cantar y dar muchas voces (MORENO-MORA, 1967). Tanto

el origen del término (en México-Guatemala) como su significado indican que probablemente su uso es genérico para varias especies de ranas. Hugo es un nombre común utilizado por los campesinos (indígenas Quichua-Cañaris y mestizos) de la provincia Cañar (notas de campo de LAC en Ingapirca, 20 septiembre 1982). Uco es el nombre con el que se les conocía en la provincia Azuay (guardaparques del Parque Nacional Cajas, comunicación personal). FRANK & RAMUS (1996) designaron el nombre común en inglés, "black water frog".

Comentarios: VELLARD (1951) incluyó a *Telmatobius niger* en el grupo *latirostris,* el cual además contiene a *T. brevipes, T. ignavus, T. latirostris,* y *T. vellardi.* TRUEB (1979) expresó su desacuerdo con tal agrupación. TRUEB (1979) discute la validez de la agrupación infragenérica propuesta por VELLARD (1951) y no acepta como válidos los caracteres para su reconocimiento. Además, menciona que dicha agrupación se basa en generalizaciones superficiales y que probablemente fueron hechas sobre la base de conveniencia biogeográfica. WIENS (1993) provee una hipótesis filogenética (basada en datos de aloenzimas) que incluye a dos especies del grupo *latirostris, sensu* VELLARD (1951), *T. brevipes* y *T. latirostris.* DARST & CANNATELLA (2004) analizaron los genes mitocondriales 12S y 16S del rRNA de *T. vellardi* en comparación con el de *T. niger* y reportan distancias genéticas relativamente pequeñas entre estos dos taxones.

Telmatobius vellardi Munsterman & Leviton (1959) (Figs. 2C, D)

Holotipo: CAS-SU 18100, hembra adulta, procedente de Montañas de Cajanuma, 15 km S de Loja, provincia Loja, Ecuador, 2900 m, colectado por G.P. Frymire, C.H. Dodson y J.S. Strobel el 5 de diciembre de 1957.

Descripción: La descripción original por MUNSTERMAN & LEVITON (1959) provee una diagnosis breve, descripción del holotipo, color en preservante, medidas, proporciones y variación de los dos especímenes examinados. MUNSTERMAN & LEVITON (1959) proveen además fotografías en blanco y negro en vistas dorsal y ventral del tipo. TRUEB (1979) provee una descripción más detallada, para lo cual redescribe al holotipo y la especie e incluye lo siguiente: diagnosis, comparación con otras especies ecuatorianas, color en preservante y en vida, osteología, variación, renacuajo, distribución, notas ecológicas y comportamentales. Adicionalmente, TRUEB (1979) provee ilustraciones de: hembra adulta de 6 km N San Lucas, provincia Loja, 2760 m (KU 165987, vista dorsolateral), palma y planta del holotipo (CAS-SU 18100), cráneo (vistas dorsal y ventral), columna vertebral (vista dorsal) y cintura pélvica (vista derecha) de una hembra adulta de 7 km N San Lucas, provincia Loja, 2840 m (KU 120292).

Telmatobius vellardi se distingue de sus congéneres ecuatorianos por su patrón de coloración con puntos amarillos.

Color en vivo: TRUEB (1979) realiza una descripción combinada de especímenes de varias localidades sin mencionar su procedencia exacta. Otro espécimen examinado por nosotros varía así: hembra QCAZ 654 (QCAZ transparencias 1058-64) (Fig. 2C) de alrededores del Centro Administrativo Cajanuma, 2800 m (4° 7' 11" S, 78° 9' 06" O), Parque Nacional Podocarpus, provincia Loja: dorso de la cabeza y cuerpo café oscuro con abundantes puntos amarillos que incrementan en densidad hacia los flancos. Flancos y labios más claros con manchas difusas amarillas sobre fondo café oscuro. Dorso de las extremidades café oscuro con manchas irregulares más obscuras. Membranas interdigitales de pies grises. Margen de los extremos de los dedos blancos. Iris gris

oscuro. Hembras de la misma localidad anterior (EPN 3105-06): vientre moteado de blanco y gris (notas de campo de AA, 8 noviembre 1986).

Variación intrapoblacional: La variación morfométrica de los especímenes adultos analizados se encuentra en la Tabla 1.

Renacuajo: TRUEB (1979) describe el renacuajo en base a una serie de larvas (KU 178239) procedente de 7 km N San Lucas, 2840 m, provincia Loja. Además ilustra un renacuajo (KU 178239, vista lateral, presumiblemente en estadio 37 de Gosner). La siguiente descripción está basada en una larva (QCAZ 388) (Fig. 2D) recolectada cerca del Centro Administrativo Cajanuma, 2800 m, Parque Nacional Podocarpus, provincia Loja, en la misma localidad donde fueron colectados dos adultos. Fue colectada en un riachuelo de ca. 1 m de anchura en un área con vegetación natural junto al sendero hacia las lagunas del Compadre, por Luis A. Coloma, Mario García S. y Renato León en julio de 1987.

Esta larva está en estadio 40 y pertenece al gremio ecomorfológico exotrófico, lótico y béntico. Las medidas de este renacuajo son (en mm): LT = 80.6, LC = 29.8, AnC = 21.2, AlC = 11.0, LCo = 50.8, DO = 2.6, ADO = 9.2, DIO = 8.4, DIN = 5.4, MAC = 15.3, AlMC = 8.6. En vista dorsal, cuerpo elíptico, más ancho al nivel del extremo distal del espiráculo. Hocico ligeramente truncado. Ojos relativamente pequeños (LC cerca de 11.5 veces mayor que DO), separados por una distancia 1.6 veces la distancia internarinas, dirigidos y en posición dorsolateral, no visibles en vista ventral. Narinas externas ovales, localizadas dorsolateralmente, a la mitad de la distancia entre el margen anterior del hocico y el margen anterior del ojo.

En perfil, cuerpo aplanado (AnC/AlC = 1.9), hocico casi recto. Disco oral posteriormente emarginado. Espiráculo en el lado izquierdo, cilíndrico, con la pared interna libre y la abertura orientada dorsolateralmente. Abertura espiracular redondeada. Musculatura caudal conspicua. Membrana dorsal de la cola no extendiéndose al cuerpo, ligeramente convexa, y alcanzando su máxima altura cerca de la mitad de la longitud de la cola. Extremo de la cola redondeado. Membrana caudal ventral ligeramente curva hacia el extremo distal en donde su tamaño también se incrementa ligeramente; empieza justo posterior al tubo cloacal. Tubo cloacal dextrógiro, tubular, unido a la musculatura caudal. Patas posteriores con membranas interdigitales, tubérculos plantares y subarticulares desarrollados. Sistema de línea lateral conspicuo: línea supraorbital desde el margen del hocico, bordea la zona interior de la narina y ojo y se une por detrás del ojo con otra línea infraorbital que va desde el margen del hocico, atraviesa la zona loreal y el borde inferior del ojo. Otra línea corporal está en la zona dorsolateral del cuerpo. Otra línea está en la mitad posterior del dorso del cuerpo y borde superior de la zona dorsal de la musculatura caudal superior, en la porción proximal de la cola. Otras dos líneas cortas y curvas se localizan en la zona lateral del cuerpo al nivel de los ojos.

Disco oral ventral, transversalmente elíptico. Labio anterior con dos filas de papilas cónicas, marginales, interrumpido por un espacio libre equivalente a dos cuartos del margen anterior del labio; labio posterior emarginado, bordeado de dos filas de papilas cónicas. LTRF 2/3; A2 y P1 interrumpidas por un espacio medial; ca. 15 papilas intramarginales laterales al nivel del extremo distal del pico mandibular anterior. Picos mandibulares de aproximadamente el mismo tamaño, aserrados en el margen interno, con aserraduras cónicas orientadas recto. Proceso lateral del pico mandibular anterior romo.

En preservante, dorso, flancos y musculatura caudal densamente pigmentados de café grisáceo. Áreas no pigmentadas incluyen al

tubo cloacal, parte de las membranas caudales, músculos distales de la cola, disco oral, y zonas ventrales del cuerpo y patas posteriores. Musculatura caudal con motas en mayor densidad hacia el extremo proximal y gradualmente menos hacia el extremo distal. Membranas caudales con motas dispersas. Zona ventral del cuerpo sin pigmentos, excepto por unas pocas motas a los lados anteriores.

El color en vida de esta larva (QCAZ transparencias 1065-71) es predominantemente gris oscuro. Dorso densamente moteado de gris negruzco sobre fondo café claro. Sistema de línea lateral crema, claramente visible, contrastante con las zonas gris o café adyacentes. Vientre transparente en la zona medioventral y con pigmentos café claro hacia los lados. Musculatura de la cola canela con abundantes motas gris oscuro. Banda café canela irregular casi contínua en la mitad anterior del dorso de la cola. Membranas de la cola café canela con motas gris oscuro en menor densidad que en otras partes del cuerpo.

Distribución, ecología e historia natural: *T. vellardi* es conocida de seis localidades en la Cordillera Oriental de los Andes en las provincias de Loja y Zamora Chinchipe (Fig. 3). Su distribución incluye un área aproximada de 132 km^2, en un rango altitudinal entre 2500 y 3050 m. El 4.9% (6.5 km^2) del área estimada de su distribución está incluida en el Parque Nacional Podocarpus. Su distribución ecológica abarca al bosque de neblina montano del sector Sur de la Cordillera Occidental de los Andes y al matorral húmedo montano del sector Sur de los valles interandinos. Según TRUEB (1979) su hábitat incluye bosques primarios y secundarios, en donde vive junto a riachuelos, ríos y diques de irrigación en pastizales y bosques húmedos montanos. Los adultos se encuentran bajo rocas y troncos o cerca de riachuelos. Según TRUEB (1979) las larvas se encuentran en piscinas pequeñas (ca. 30 cm de profundidad) en riachuelos de alrededor de 30 cm de ancho y cuando son molestadas se esconden bajo piedras. EPN 1755-56 fueron recolectados en un arroyo al margen de un sendero que conduce al "mirador" (notas de campo de AA, 8 noviembre 1986). QCAZ 653-654 fueron recolectados en un riachuelo de ca. 1 m de diámetro (notas de campo de LAC, julio 1987).

No hay estimaciones poblacionales de esta especie; sin embargo, existen datos de esfuerzo de captura que se resumen en la Tabla 4 (véase Ausencia de *Telmatobius* en Ecuador).

Etimología: En honor al doctor francés Jehan Vellard, quien trabajó en el Museo Javier Prado (actualmente Museo de Historia Natural de La Universidad de San Marcos) en Lima, Perú y publicó varias investigaciones sobre batracios andinos, entre ellos sobre las ranas *Telmatobius*. FRANK & RAMUS (1996) designaron el nombre común en inglés, "Vellard's water frog".

Comentarios: MUNSTERMAN & LEVITON (1959) analizan la relación de similaridad de *Telmatobius vellardi* con algunos de sus congéneres y lo asignan al grupo III *sensu* VELLARD (1951), el cual incluye a *T. niger, T. latirostris, T. brevipes* y *T. ignavus*. Proponen que *T. vellardi* y *T. latirostris* están cercanamente emparentados. Véase también comentarios en *T. niger.*

AUSENCIA DE *Telmatobius* EN ECUADOR

Al igual que otros grupos de ranas de zonas altas en los Andes de Ecuador, las del género *Telmatobius* han experimentado disminuciones poblacionales desde la década de 1980. MERINO-VITERI (2001) y RON *et al.* (2003) discuten las posibles explicaciones a este fenómeno en Ecuador. El estado de conservación de los *Telmatobius* ecuatorianos no ha sido evaluado previamente, aunque existen menciones breves (COLOMA, 1992) que indi-

can su declive. Los últimos registros de estas especies son: *Telmatobius niger,* diciembre 1994, lagunas de Atillo, provincia Chimborazo; *T. vellardi,* julio 1987, cerca del Centro Administrativo en Cajanuma, 2800 m, Parque Nacional Podocarpus, provincia Loja y *T. cirrhacelis,* noviembre 1981, lagunas del Compadre, provincia Loja.

En la Tabla 4 se resumen los datos de presencia/ausencia, abundancia relativa y absoluta de las tres especies: *Telmatobius cirrhacelis* no ha sido encontrado en 10 búsquedas en la localidad tipo entre 1987-2003. *Telmatobius niger* no ha sido registrado a pesar de nueve búsquedas, entre 1994 y 2005, en localidades con registros previos. La información poblacional para evaluar el estado de *T. vellardi* es escasa y su estado es incierto, aunque su situación podría ser similar a la de las otras dos especies.

POSIBLES CAUSAS DE LAS DISMINUCIONES POBLACIONALES

Quitridiomicosis, malformaciones y otras enfermedades

En la Tabla 5 se indican los especímenes encontrados con quitridiomicosis, malformaciones y otras enfermedades, su diagnóstico, fecha de colección y observaciones adicionales. RON & MERINO (2000) reportaron *Telmatobius niger* afectado por *Batrachochytrium dendrobatidis.* Este registro estuvo basado en QCAZ 12562. Junto a este espécimen se encontraron dos especímenes enfermos aún no analizados (KU 290640–1) que murieron secretando una sustancia lechosa luego de ser colectados (notas de campo de LAC, 28 julio 1989). Un espécimen (QCAZ 1009) colectado muerto (con secreciones pegajosas en la piel, notas de campo de J.J. Wiens, julio 1987) a 10 km al sur de Cutchil (provincia Azuay) estuvo también afectado por quitridiomicosis.

Todos los especímenes enfermos o con malformaciones se encontraron durante el período 1985-1990 (Tabla 5), excepto un espécimen de *T. niger* con un lunar cutáneo recolectado en 1968. El 31% (11 especímenes de entre 36) de *Telmatobius* recolectados entre 1985 y 1990 tiene algún tipo de malformación o enfermedad. Existen diferencias significativas entre este periodo y, por ejemplo, la década de 1970 (22 especímenes), en la que ningún individuo fue reportado enfermo o tiene anormalidades externas visibles.

Adicionalmente, el 100% de renacuajos, colectados entre 1989 y 1994, poseen uno o varios tipos de anomalías: (1) tres renacuajos (QCAZ 3466, 3924) con anomalías epidérmicas, cuyas causas son desconocidas, (2) todos los renacuajos (excepto QCAZ 3466) tienen puntos blancos (posiblemente parásitos, más abundantes en QCAZ 2785 y pocos en QCAZ 3924), en mayor densidad en la cola y en menor en otras zonas del cuerpo, y (3) la mayoría de renacuajos tienen poca queratinización en uno o ambos picos mandibulares.

Anomalías climáticas

La precipitación y temperatura media anual en Cañar y Gualaceo se muestran en las Figs. 5 y 6. El promedio anual de lluvia en Cañar fue 467.8 mm (SD = 118.16; n = 41), en Gualaceo fue 755.4 mm (SD = 226.67; n = 40), y en Biblián fue 894.1 mm (SD = 273.0; n = 40). Los años con menor precipitación en cada estación constan en la Tabla 6.

Durante el periodo 1959-2003, la temperatura media anual en Cañar fue 11.2°C (SD = 0.58; n = 41), en Gualaceo fue 16.8°C (SD = 0.91; n = 41), y en Biblián fue 14.0°C (SD = 1.7; n = 40). Los años más cálidos en cada estación constan en la Tabla 7.

Tabla 5. Datos de enfermedades y malformaciones encontradas en *Telmatobius* de Ecuador. EPN: Museo de Historia Natural Gustavo Orcés V., Escuela Politécnica Nacional, Quito, Ecuador; KU: University of Kansas, Museum of Natural History, EEUU; MHNG: Museum d'Histoire Naturelle, Ginebra, Suiza; QCAZ: Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador.

Table 5. Data on diseases and malformations found in *Telmatobius* of Ecuador. EPN: Museo de Historia Natural Gustavo Orcés V., Escuela Politécnica Nacional, Quito, Ecuador; KU: University of Kansas, Museum of Natural History, EEUU; MHNG: Museum d'Histoire Naturelle, Ginebra, Suiza; QCAZ: Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador.

Patología	Especie	Ref. Museo	Localidad	Fecha de colección	Observaciones
Quitridiomicosis	*T. niger*	QCAZ 12562	Azuay, Las Tres Cruces	28 julio 1989	Hembra subadulta encontrada muerta
Quitridiomicosis	*T. niger*	QCAZ 1009	Azuay, 10 km S Cutchil	29 abril 1990	Hembra adulta encontrada muerta con mucus (secreciones pegajosas) en la piel
Micosis	*T. niger*	MHNG 2499.19	Cañar, El Tambo	agosto 1986	Hembra adulta con ulceraciones cutáneas
Lunares cutáneos	*T. vellardi*	EPN 3105	Loja, Cajanuma	18 noviembre 1986	Hembra adulta
Quistes subcutáneos	*T. niger*	MHNG 2499.25	Cañar, El Tambo	junio 1987	Hembra subadulta
Glándulas cutáneas inflamadas	*T. vellardi*	QCAZ 653	Loja, Cajanuma	julio 1987	Hembra adulta Negativa para quitridiomicosis
Epidermis destruida en amplias zonas del cuerpo	*T. niger*	QCAZ 3466	Azuay, Las Tres Cruces	28 noviembre 1962	Dos renacuajos (estadios 28 y 30)
Epidermis destruida en zona distal del cuerpo y proximal de la cola	*T. niger*	QCAZ 3924	Chimborazo, Atillo	9 abril 1993	Renacuajo (estadio 29)
Epidermis destruida en zona lateroventral posterior del cuerpo	*T. niger*	QCAZ 7160	Chimborazo, Atillo	1 diciembre 1994	Renacuajo (estadio 39)
Pata anterior extra	*T. niger*	MHNG 2265.48	Azuay, lagunas del Cajas	8 abril 1985	Macho subadulto
Dígitos de mano completamente fusionados	*T. niger*	QCAZ 12564	Azuay, Las Tres	28 julio 1989	Hembra subadulta
Dígitos de mano fusionados distalmente	*T. niger*	EPN 3117	Bolívar, Salinas	11 junio 1987	Macho adulto
Enfermedad no analizada	*T. niger*	KU (LAC 1050 1051)	Azuay, Las Tres Cruces	28 julio 1989	Murieron luego de ser capturados. Secreciones lechosas en la piel. Posible quitridiomicosis.

TABLA 6. Precipitación en milímetros de lluvia (entre paréntesis) en los cinco años más secos en tres localidades de las provincias Cañar y Azuay.

TABLE 6. Rainfall in mm (in parentheses) in the five years with the lowest total rainfall in three localities of the provinces Cañar and Azuay.

Cañar	Biblián	Gualaceo
1977 (271.5)	1976 (340.3)	1986 (447.7)
1966 (272.6)	1966 (377.0)	1964 (497.7)
1985 (301.6)	2003 (544.4)	1992 (529.9)
2003 (327.8)	1977 (576.3)	1985 (534.3)
1992 (343.4)	1959 (673.8)	1981 (544.2)

TABLA 7. Temperatura media anual en grados centígrados (entre paréntesis) en los cinco años más cálidos en tres localidades de las provincias Cañar y Azuay en el periodo 1959-2003.

TABLE 7. Mean annual temperature in ºC (in parentheses) in the five warmest years in three localities of the provinces Cañar and Azuay in the period 1959-2003.

Cañar	Biblián	Gualaceo
2003 (12.7)	2003 (18.6)	1998 (17.9)
2002 (12.1)	1998 (18.2)	1987 (17.7)
1997 (12.0)	2002 (16.8)	1993 (17.7)
1998 (12.0)	1997 (16.5)	1995 (17.6)
1987 (11.9)	1983 (16.0)	1977 (17.6)

La década de 1990-99, en Cañar (temperatura media = 11.6°C, SD = 0.2, n = 11), Gualaceo (temperatura media = 17.4°C, SD = 0.4, n = 11), y Biblián (temperatura media = 15.1°C, SD = 1.4, n = 11) mostró diferencias significativas con las décadas precedentes. Los resultados se muestran en la Tabla 8.

Existe una correlación altamente significativa entre la temperatura media anual y los años en las tres estaciones analizadas (Cañar: Rho de Spearman = 0.621, $p < 0.001$; Gualaceo: Rho de Spearman = 0.431, $p < 0.001$; Biblián: Rho de Spearman = 0.656, $p < 0.001$). El incremento en la temperatura también es evidente en las Figs. 5 y 6. El resumen del incremento de la temperatura media mensual, en las tres estaciones analizadas, entre los periodos 1990-99 y 1960-69 y entre 1960 y 2003 se indica en la Tabla 9. En las tres estaciones se observa una tendencia al aumento de la temperatura. En Cañar el aumento promedio entre 1960 y 2003 ha sido de 1.8ºC, registrándose un aumento máximo en los promedios de febrero con 2.9ºC y un aumento mínimo de 0.7ºC en abril. En Gualaceo el aumento promedio ha sido 1.1ºC, el aumento máximo promedio 4.9ºC en febrero y un descenso de 2ºC en agosto. En Biblián se observa un alarmante aumento en la temperatura con un promedio de 5.6ºC con un aumento máximo de 8.8ºC en febrero y un mínimo de 2.6ºC en abril (Fig. 7). Los años con anormalidades climáticas en el periodo 1980 y 1995 se resumen en la Tabla 10. La información climática combinada muestra que algunos años antes de la desaparición de los *Telmatobius*, en 1994, fueron simultáneamente secos y cálidos en todas la estaciones meteorológicas analizadas, especialmente 1991 y 1992. Esto se confirma al analizar la

TABLA 8. Diferencias de temperaturas medias entre décadas en tres localidades de las provincias Cañar y Azuay.

TABLE 8. Differences of mean temperatures between decades in three localities of the provinces Cañar and Azuay.

	Cañar		Biblián		Gualaceo	
Décadas	*t*	p	*t*	p	*t*	p
90s-80s	–2.863	0.0154	– 4.485	0.0009	–7.745	< 0.001
90s-70s	–4.413	0.0010	–16.840	< 0.001	–4.385	0.0011
90s-60s	–4.103	0.0017	–12.084	< 0.001	–7.355	< 0.001

TABLA 9. Diferencias de temperatura media mensual entre los periodos 1990-1999 y 1960-1969 y entre los años 2003 y 1960 en tres localidades de las provincias de Cañar y Azuay. En negrita se indica el valor más alto para cada categoría.

TABLE 9. Differences of mean monthly temperature between the periods 1990-1999 and 1960-1969 and between the years 2003 and 1960 in three localities of the provinces Cañar and Azuay. In boldface, the highest value for each category.

	Cañar		Biblián		Gualaceo	
	90s-60s	2003-1960	90s-60s	2003-1960	90s-60s	2003-1960
Enero	0.0	1.7	1.3	5.2	1.5	1.5
Febrero	0.0	**2.9**	2.2	**8.8**	1.5	**4.9**
Marzo	0.0	1.1	1.7	3.3	0.7	1.0
Abril	1.0	0.7	2.2	2.1	1.6	0.5
Mayo	0.7	1.9	1.0	5.8	0.1	1.0
Junio	1.5	1.7	**2.8**	5.2	**2.7**	–0.7
Julio	0.7	1.3	1.8	3.9	1.6	–1.3
Agosto	–0.2	1.6	1.2	4.7	1.0	–2.0
Septiembre	**1.1**	2.5	2.2	7.6	1.0	2.1
Octubre	0.9	2.8	2.0	8.5	1.3	2.1
Noviembre	0.8	2.2	2.5	6.7	2.1	1.1
Diciembre	0.8	1.8	2.6	5.3	2.0	3.0
Incremento promedio	0.6	1.8	1.9	5.6	1.4	1.1

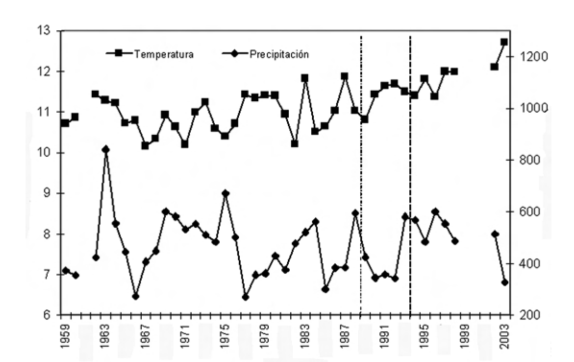


FIGURA 5. Temperatura en ºC (eje izquierdo) y precipitación media anual en mm (eje derecho) en Cañar, provincia Cañar, Ecuador. Nótese que los años entre el primer registro de quitridiomicosis en *Telmatobius* (1989) y el último registro de individuos en el campo (1994) son especialmente secos y cálidos.

FIGURE 5. Temperature in ºC (left axis) and mean annual rainfall in mm (right axis) in Cañar, Province Cañar, Ecuador. Note that the years between the first record of chytridiomycosis in *Telmatobius* (1989) and the last record of individuals in the field (1994) are especially dry and warm.

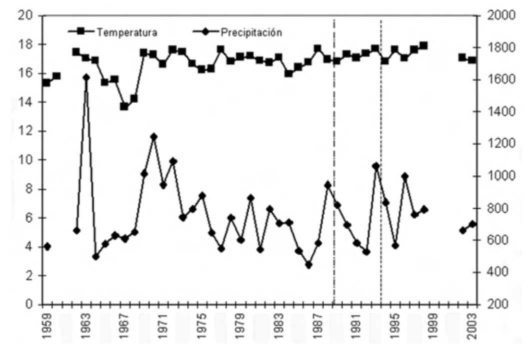


FIGURA 6. Temperatura en ºC (eje izquierdo) y precipitación media anual en mm (eje derecho) en Gualaceo, provincia Azuay, Ecuador. Nótese que los años entre el primer registro de quitridiomicosis en *Telmatobius* (1989) y su último registro en el campo (1994) son especialmente secos y cálidos.

FIGURE 6. Temperature in ºC (left axis) and mean annual in mm (right axis) precipitation in Gualaceo, Province Azuay, Ecuador. Note that the years between the first record of chytridiomycosis in *Telmatobius* (1989) and the last record of individuals in the field (1994) are especially dry and warm.

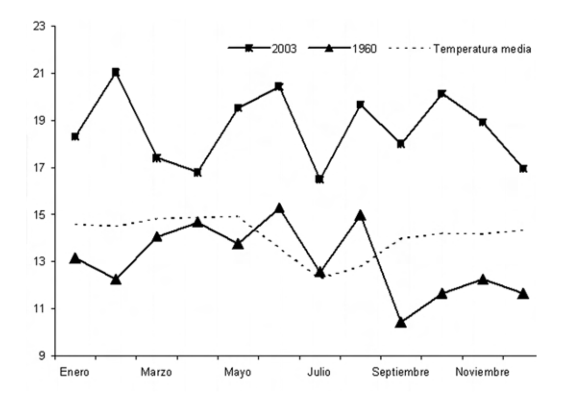


FIGURA 7. Variación de la temperatura promedio mensual de Biblián entre 1960 y 2003. La variación promedio es de 5.6ºC. Hay un aumento de 8.8ºC en febrero.

FIGURE 7. Variation of the monthly mean temperature in Biblián between 1960 and 2003. The average variation is 5.6ºC. There is an increase of 8.8ºC in February.

Tabla 11, donde se muestran los cinco años con las mayores diferencias entre la precipitación anual y temperatura media anual.

DISCUSIÓN

La combinación de los datos presentados sobre enfermedades, cambio climático en los Andes del sur de Ecuador y ausencia de registros desde 1994 indica que los *Telmatobius* ecuatorianos habrían declinado drásticamente a finales de los ochenta y primera mitad de los noventa y muchas de sus poblaciones estarían extintas.

Nuestros datos sobre quitridiomicosis, y otras enfermedades y malformaciones en *Telmatobius* ecuatorianos coinciden con el periodo en el cual se reportan disminucioness poblacionales y extinciones de anfibios en los Andes de Ecuador y en otras regiones del mundo (WAKE, 1991; BERGER *et al.*, 1998; YOUNG *et al.*, 2001; RON *et al.*, 2003). Entre las enfermedades, la quitridiomicosis al parecer tuvo un rol importante en la mortandad de subadultos y adultos de *Telmatobius,* los cuales en el medio acuático estarían mayormente expuestos al ataque y acción letal del hongo causante de la quitridiomicosis. Esta enfermedad por si sola pudo ser la responsable de mortandad masiva de *Telmatobius* ecuatorianos, de manera similar a lo reportado por LIPS (1999), quien encontró que la quitridiomicosis causó mortandad masiva de anfibios en Fortuna, Panamá.

Sin embargo, es destacable el hecho de que existen otras anomalías en un alto porcentaje (77.7% del total de anomalías reportadas, 7 de 9 adultos con anomalías). Tales hallazgos sugieren que las causas proximales de la disminución poblacional de anfibios podrían ser una combinación de varias enfermedades y anomalías (cuyo porcentaje particular de incidencia no es posible determinar en este caso), y las cuales estarían relacionadas con la disminución en la eficiencia del sistema inmunológico de las ranas.

Las malformaciones en anfibios y sus causas han sido asociadas con las disminuciones poblacionales de anfibios en Norteamérica (REASER, 1999). Hasta ahora no se han reportado malformaciones u otras enfermedades, además de la quitridiomicosis, como posibles causas de desapariciones de anfibios en Sudamérica. Aunque nuestros reportes de malformaciones y otras enfermedades, no pueden ser ligados directamente a la desaparición de *Telmatobius,* es un hecho que estuvieron presentes durante el proceso de declive y su porcentaje de afectación al parecer estaría por encima de lo normal. No obstante, los datos disponibles no nos permiten cuantificar su impacto en las poblaciones. Otras enfermedades y anomalías externas reportadas en esta publicación (de adultos y renacuajos) no fueron analizadas exhaustivamente, por lo cual es necesario su estudio más detallado. Por ejemplo, son notorios los renacuajos encontrados con problemas dermatológicos o los muchos con poca queratinización de sus picos mandibulares. La poca

TABLA 10. Valores de la prueba de rango con signo de Wilcoxon (Z) y probabilidad asociada (p) mostrando años con temperatura y precipitación estadísticamente anormales (en negrita) en el periodo 1980-1995 en tres localidades de las provincias de Cañar y Azuay. Nótese que en Cañar se acumulan años anormales justo antes del último registro de *Telmatobius*, el año 1994.

TABLE 10. Values of the Wilcoxon signed-ranks test (Z) and associated probability (p) showing years with statistically abnormal temperature and rainfall (in boldface) in the period 1980-1995 in three localities of the provinces Cañar and Azuay. Note that, in Cañar, abnormal years accumulate just before the last record of *Telmatobius*, the year 1994.

Año	Cañar				Biblián				Gualaceo			
	Temperatura		Precipitación		Temperatura		Precipitación		Temperatura		Precipitación	
	Z	p	Z	p	Z	p	Z	p	Z	p	Z	p
1980	–1.867	0.0619	–0.784	0.4328	–2.310	**0.0209**	–0.628	0.5303	–0.051	0.9594	–0.235	0.8139
1981	–1.6	0.1095	–1.647	0.0995	–0.489	0.6248	–1.334	0.1823	–0.784	0.4328	–1.334	0.1823
1982	–0.133	0.8939	–0.471	0.6379	–0.311	0.7557	–0.314	0.7537	–1.733	0.0831	–0.784	0.4328
1983	–2.66	**0.0076**	–0.314	0.7537	–1.556	0.1197	–1.020	0.3078	–2.803	0.0051	–0.157	0.8753
1984	–2.746	**0.006**	–1.255	0.2094	–2.550	**0.0108**	–0.628	0.5303	–1.200	0.2300	–0.863	0.3882
1985	–2.51	**0.0121**	–1.569	0.1167	–0.267	0.7897	–2.118	**0.0342**	–2.471	0.0135	–1.490	0.1361
1986	–0.578	0.5633	–1.098	0.2721	–0.622	0.5337	–2.118	**0.0342**	–0.941	0.3465	–1.373	0.1698
1987	–2.981	**0.0029**	–1.255	0.2094	–2.934	**0.0033**	–1.334	0.1823	–2.090	0.0367	–1.177	0.2393
1988	–0.445	0.6566	–1.490	0.1361	–0.981	0.3268	–1.177	0.2393	–1.376	0.1688	–1.961	**0.0499**
1989	–1.823	0.0684	–0.863	0.3882	–0.153	0.8785	–0.078	0.9375	–0.978	0.3281	–0.392	0.6949
1990	–2.312	**0.0208**	–1.765	0.0776	–2.667	**0.0076**	–0.471	0.6379	–2.356	0.0185	–2.040	**0.0414**
1991	–2.393	**0.0167**	–2.275	**0.0229**	–1.490	0.1361	–1.726	0.0844	–2.312	0.0208	–2.275	**0.0229**
1992	–2.667	**0.0076**	–2.275	**0.0229**	–3.059	**0.0022**	–2.275	**0.0229**	–2.934	0.0033	–0.941	0.3465
1993	–2.118	**0.0342**	–0.863	0.3882	–1.765	0.0776	–0.392	0.6949	–1.334	0.1823	–0.549	0.5829
1994	–2.312	**0.0208**	–1.334	0.1823	–0.356	0.7221	–1.334	0.1823	–1.412	0.1579	–2.040	**0.0414**
1995	–2.845	**0.0044**	–0.445	0.6566	–2.801	**0.0051**	–1.600	0.1095	–2.000	**0.0454**	–0.235	0.8139

TABLA 11. Cinco años simultáneamente más cálidos y secos en el periodo 1959-2003 en tres localidades de las provincias Cañar y Azuay. La diferencia entre la temperatura promedio anual y la precipitación total anual está expresada en unidades de desviación estándar. Los años que se repiten en dos o tres localidades se indican en negrita.

TABLE 11. Five years simultaneously warmest and driest in the period 1959-2003 in three localities of the provinces Cañar and Azuay. The difference between mean annual temperature and mean total rainfall is expressed as units of standard deviation. Years repeated in two or three localities are in boldface.

Cañar		Biblián		Gualaceo	
Año	Diferencia	Año	Diferencia	Año	Diferencia
2003	3.79	**2003**	4.01	**1977**	1.80
1977	2.05	1998	2.88	1995	1.73
1992	1.90	**1977**	1.61	**1987**	1.73
1987	1.85	**1991**	1.24	**1992**	1.62
1991	1.70	1966	1.21	1986	1.29

queratinización podría deberse también a la quitridiomicosis.

Se ha planteado que los declives de anfibios podrían estar relacionadas con patrones climáticos anormales (HEYER *et al.*, 1988; LAURANCE *et al.*, 1996; POUNDS *et al.*, 1999; POUNDS, 2001). POUNDS *et al.* (1999) y POUNDS (2001) asocian el incremento de la probabilidad de que los anfibios sean atacados por agentes patógenos al cambio climático y a la existencia de periodos de sequía, los cuales estarían ligados mediante patrones complicados POUNDS (2001) (Fig. 2).

El análisis climático de las tres estaciones en los Andes del Sur de Ecuador demuestra que han ocurrido eventos climáticos anormales (dentro de parámetros estadísticos), tales como años con precipitación total baja, meses y años extremadamente cálidos y un incremento en la temperatura en las últimas décadas. Estas drásticas anomalías climáticas sugieren que el clima pudo estar involucrado en la desaparición de los *Telmatobius*. RON *et al.* (2003) reportan un incremento en la temperatura en Quito (localidad en los Andes del norte de Ecuador), en el último siglo, de casi 2°C. Nuestros datos indican diferencias de temperatura aún mayores en los Andes del sur de Ecuador.

El incremento de la temperatura media registrado en Ecuador es notoriamente mayor al promedio registrado a nivel mundial, que es de 0.5ºC (HASSELMANN, 1997). Por ejemplo, es cerca de tres veces mayor en Quito (1.9ºC) y casi 11 veces en Biblián (8.8ºC), localidad donde habitaba *Telmatobius niger.* En general existe una tendencia al aumento de la temperatura. En algunas estaciones existen diferencias de hasta casi 9ºC en los últimos 44 años, lo cual nunca antes había sido reportado. Estos incrementos en la temperatura por sí solos podrían ser la causa de extinciones de vida silvestre y, por supuesto, de poblaciones de anfibios, como lo proponen PARMESAN & YOHE (2003).

Los eventos climáticos anormales pudieron haber tenido influencias puntuales e importantes sobre las poblaciones de anfibios, parecidas a las descritas por HEYER *et al.* (1988) en el Brasil, POUNDS & CRUMP (1994) y POUNDS *et al.* (1999) en Costa Rica. Es posible que las condiciones cálidas y secas hayan limitado la disponibilidad de lugares adecuados para la puesta y el desarrollo de huevos y renacuajos de *Telmatobius* y al mismo tiempo favorecido la propagación de las enfermedades.

En los Andes del Sur de Ecuador hay

muchas similitudes con lo reportado de los Andes del Norte de Ecuador por RON *et al.* (2003), en cuanto a presencia de anormalidades climáticas en la década de los 80 que pudieron haber afectado a las poblaciones de anfibios en los Andes. De acuerdo a nuestros datos (Tabla 11), 1987 también fue un año cálido y seco en el sur de Ecuador. Las condiciones secas y cálidas en 1987 podrían ser las causantes de mortalidad en masa de *Telmatobius* en Ecuador, pues ese año fue el que simultáneamente tuvo las condiciones más extremas de alta temperatura y baja precipitación, en las estaciones analizadas por MERINO-VITERI (2001) y RON *et al.* (2003). Adicionalmente, hay una concentración de años cálidos y secos entre 1990-1994, justo antes del último registro disponible de *Telmatobius* en Ecuador (Figs. 5, 6) (Tablas 10, 11), especialmente en la estación Cañar. Estos últimos datos son similares a los reportados de los Andes del Norte de Ecuador, pues según RON *et al.* (2003) 1992 y 1990 son los dos siguientes años con mayores diferencias. Por tal razón, es posible que estos eventos causaran alta mortalidad al igual que 1987. No obstante, la ausencia de evaluaciones poblacionales durante los períodos climáticos anormales no nos permite saber con certeza la influencia que tuvieron estas anormalidades en las poblaciones de *Telmatobius* de Ecuador.

Además, otras causas podrían haber contribuido al proceso de declive. Por ejemplo, radiación ultravioleta B (UV-B), la cual puede influir sobre el sistema inmune de los anfibios (KIESECKER *et al.*, 2001). Ha existido un incremento de radiación UV-B en los últimos 20 años en zonas de Centro y Sudamérica donde se han registrado declives de poblaciones (MIDDLETON *et al.*, 2001). Esta incidencia de UV-B, en ecosistemas tropicales, es captada por compuestos absorbentes de radiación UV-B que reducen la cantidad de carbono orgánico disuelto en el agua permitiendo que la radiación llegue a una mayor profundidad, lo cual puede alterar la fuente de alimento de anfibios o sus sitios de ovoposición, por acidificación y concentración de productos nocivos (KIESECKER *et al.*, 2001). Esto último y mecanismos como los propuestos por POUNDS (2001) explicarían el porqué renacuajos de varios taxones y adultos acuáticos como *Telmatobius* que se desarrollan en cuerpos de agua lótica serían los más afectados.

Además, por ejemplo la influencia de especies exóticas, como la trucha arcoiris (*Onchocynchus mykiss*), ha sido asociada a declives de anfibios debido a que son predadores, competidores o transportadores de patógenos de anfibios (JENNINGS & HAYES, 1985; BRADFORD, 1989; LA MARCA & REINTHALER, 1991). Igualmente, la destrucción de los hábitats podría estar involucrada en la disminución poblacional de *Telmatobius niger* pues casi todas sus poblaciones habrían estado fuera de las áreas protegidas de Ecuador (Fig. 1). Estas posibles causas no han sido estudiadas en Ecuador y su impacto pasado y actual requiere ser evaluado.

Es necesario intensificar los esfuerzos de búsqueda en la zona sur-oriental Andina de Ecuador, la cual aún podría mantener poblaciones relictas de *Telmatobius*. De encontrarse poblaciones remanentes es indispensable su evaluación y manejo *in situ* y *ex situ*.

Agradecimientos

A Lee Berger, del Australian Animal Health Laboratory y Rick Speare y Diana Méndez de la Universidad James Cook en Cairns, Australia, que ayudaron en el diagnóstico de placas para quitridiomicosis. Al Declining Amphibian Population Task Force, por su auspicio económico para realizar el

trabajo sobre quitridiomicosis. A Linda Trueb (KU), Jean Mariaux (MHNG) y David C. Cannatella (TNHC) por el préstamo de especímenes y por permitir el acceso a las colecciones herpetológicas a su cargo. Jean Mariaux también nos ayudó con fondos de la alcaldía de Ginebra para la estadía de Luis A. Coloma y A. Merino-Viteri en el MHNG y realizó análisis preliminares de algunas malformaciones encontradas. A Pablo Menéndez-Guerrero, de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (PUCE) por su ayuda con la información geográfica. A Santiago R. Ron, de la PUCE, quien realizó las Figs. 1 y 3. A David C. Cannatella que hizo correcciones al resumen en inglés. A Giovanni Onore, de la PUCE, quien con fondos personales y el auspicio del MHNG financió y apoyó las recolecciones de *Telmatobius* durante la década de 1980 y la primera mitad de 1990. Las colecciones de *Telmatobius* depositadas en la EPN fueron financiadas por el CONUEP (Consejo Nacional de Universidades y Escuelas Politécnicas) a través del proyecto 85-05. A Luis Albuja V. (EPN), quien proveyó información de especímenes recolectados en las lagunas del Compadre y la fotografía de la Fig. 2E. Al Research and Analysis network for Neotropical Amphibians (RANA), que por medio de la beca DEB-0130273 de National Science Foundation financió la presentación de este trabajo en el VI Congreso Latinoamericano de Herpetología. La búsqueda de *Telmatobius* durante 2003 fue financiada mediante fondos de investigación de la PUCE asignados al proyecto "Investigación y manejo de ranas andinas amenazadas".

REFERENCIAS

ABACUS CONCEPTS (1992-1995): *StatView*. Abacus Concepts Inc., USA.

ALTIG, R. & MCDIARMID, R.W. (1999): Body plan: development and morphology. Pp. 25-51, *in*: McDiarmid, R.W. & Altig, R. (eds.), *Tadpoles. The Biology of Anuran Larvae*. The University of Chicago Press, USA.

BARBOUR, T. & NOBLE, G.K. (1920): Some amphibians from northwestern Peru, with a revision of the genera *Phyllobates* and *Telmatobius. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 63: 395-427.

BERGER, L., SPEARE, R., DASZAK, P., GREEN, D.E., CUNNINGHAM, A.A., GOGGIN, C.L., SLOCOMBE, R., RAGAN, M.A., HYATT, A.D., MCDONALD, K.R., HINES, H.B., LIPS, K.R., MARANTELLI, G. & PARKES, H. (1998): Chytridiomicosis causes amphibian mortality associated with population declines in the rainforests of Australia and Central America. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 95: 9031-9036.

BERGER L., SPEARE, R. & KENT, A. (1999): Diagnosis of chytridiomicosis of amphibians by histologic examination. *Zoos Print Journal*, 15: 184-190.

BRADFORD, D.F. (1989): Allopatric distribution of native frogs and introduced fishes in high Sierra Nevada lakes of California: implications of the negative effect of fish introductions. *Copeia*, 1989: 775-778.

COLOMA, L.A. (1992): *Anfibios de Ecuador: Estatus Poblacional y de Conservación*. Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito, Ecuador (informe no publicado).

CRUMP, M.L., HENSLEY, F.R. & CLARK, K.L. (1992): Apparent declining of the golden toad: underground or extinct? *Copeia*, 1992: 413-420.

DARST, C.R. & CANNATELLA, D.C. (2004): Novel relationships among hyloid frogs inferred from 12S and 16S mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31: 462-475.

DASZAK, P., BERGER, L., CUNNINGHAM, A.A, HYATT, A.D., GREEN, D.E. & SPEARE, R. (1999): Emerging infectious diseases and amphibian population declines. *Emerging Infectious Diseases*, 5: 735-748.

DROST, C.A. & FELLERS, G.M. (1996): Collapse of a regional frog fauna in the Yosemite area of the California Sierra Nevada, USA. *Conservation Biology*, 10: 414-425.

ESRI (2001): *ArcGis, vers. 8.2*. Environmental Systems Research Institute, Inc., Redlands, California, USA.

FRANK, N. & RAMUS, E. (1996): *A Complete Guide to Scientific and Common Names of Reptiles and Amphibians of the World*. N.G. Publishing Company, Pottsville, USA.

FROST, D.R. (2002): *Amphibian Species of the World: An Online Reference (Vers. 2.21)*. American Museum of Natural History. New York, USA <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html> [Consulta: mayo 2005].

GOSNER, K.L. (1960): A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16: 183-190.

HASSELMANN, H. (1997): Are we seeing global warming? *Science*, 276: 914-915.

HEYER, W.R., RAND, A.S., GONÇALVEZ, C.A. & PEIXOTO, O.L. (1988): Decimations, extinctions, and colonizations of frog populations in Southeast Brazil and their evolutionary implications. *Biotropica*, 20: 230-235.

INSTITUTO NACIONAL DE METEOROLOGÍA E HIDROLOGÍA (ed.) (1961-1996): *Anuarios Meteorológicos 1-36*. Imprenta Luz de América, Quito, Ecuador.

JENNINGS, M.R. & HAYES, M.P. (1985): Pre-1900 overharvest of California red-legged frogs (*Rana aurora draytonii*): the inducement for bullfrog (*Rana catesbeiana*) introduction. *Herpetologica*, 41: 94-103.

KIESECKER, J.M., BLAUSTEIN, A.R. & BELDEN, L.K. (2001): Complex causes of amphibian population declines. *Nature*, 410: 681-684.

LA MARCA, E. & REINTHALER, H.P. (1991): Population changes in *Atelopus* species of the Cordillera de Mérida, Venezuela. *Herpetological Review*, 22: 125-128.

LAURANCE, W.F., MCDONALD, K.R. & SPEARE, R. (1996): Epidemic disease and the catastrophic decline of australian rain forest frogs. *Conservation Biology*, 10: 406-413.

LIPS, K.R. (1999): Mass mortality and population declines of anurans at an upland site in western Panama. *Conservation Biology*, 13: 117-125.

MERINO-VITERI, A. (2001): *Análisis de Posibles Causas de las Disminuciones de Poblaciones de Anfibios en los Andes del Ecuador*. Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador.

MIDDLETON, E.M., HERMAN, J.R., CELARIER, E.A., WILKINSON, J.W., CAREY, C. & RUSIN, R.J. (2001): Evaluating ultraviolet radiation exposure with satellite data at sites of amphibian declines in Central and South America. *Conservation Biology*, 15: 914-929.

MORENO-MORA, M. (1967): *Diccionario Etimológico y Comparado del Kichua del Ecuador, Vol. II*. Casa de la Cultura Ecuatoriana, Núcleo del Azuay, Cuenca, Ecuador.

MUNSTERMAN, H.E. & LEVITON, A.E. (1959): A new frog of the genus *Telmatobius* from southern Ecuador. *Occasional Papers of the Natural History Museum of Stanford University*, 7: 1-5.

PARMESAN, C. & YOHE, G. (2003): A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421: 37-42.

PETERS, J.A. (1954-1955): Herpetological type localities in Ecuador. *Revista Ecuatoriana de Entomología y Parasitología, Guayaquil*, 2: 3-4.

POUNDS, J.A. (2001): Climate and amphibian declines. *Nature*, 410: 639-640.

POUNDS, J.A. & CRUMP, M.L. (1994): Amphibian declines and climate disturbance: the case of the Golden Toad and the Harlequin Frog. *Conservation Biology*, 8: 72-85.

POUNDS, J.A., FOGDEN, M.P.L. & CAMPBELL, J.H. (1999): Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, 398: 611-615.

PROMSA (2000): *Almanaque Electrónico Ecuatoriano. Información Espacial para Aplicaciones Agropecuarias*. Alianza Jatun Sacha/CDC Ecuador, Mud Springs Geographers, CIMMYT, ESPE, Quito, Ecuador.

REASER, J.K. (1999): Experts seek consensus on causes of amphibian abnormalities. *Froglog*, 31: 6.

RON, S.R. & MERINO, A. (2000): Declinación de anfibios del Ecuador: información general y primer reporte de chytridiomicosis para Sudamérica. *Froglog*, 42: 2-3.

RON, S.R., DUELLMAN, W.E., COLOMA, L.A. & BUSTAMANTE, M.R. (2003): Population decline of the jambato toad *Atelopus ignescens* (Anura: Bufonidae) in the Andes of Ecuador. *Journal of Herpetology*, 37: 116-126.

SAVAGE, J.M. (1960): A revision of the Ecuadorian snakes of the colubrid genus *Atractus*. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan*, 112: 1-86.

SIERRA, R. (ed.) (1999): *Propuesta Preliminar de un Sistema de Clasificación de Vegetación para el Ecuador Continental*. Proyecto INEFAN/GEF-BIRF y EcoCiencia, Quito, Ecuador.

TRUEB, L. (1979): Leptodactylid frogs of the genus *Telmatobius* in Ecuador, with the description of a new species. *Copeia*, 1979: 714-733.

VALENCIA, R., CERÓN, C., PALACIOS W. & SIERRA R. (1999): Las formaciones naturales de la Sierra del Ecuador. Pp. 79-108, *in*: Sierra, R. (ed.), *Propuesta Preliminar de un Sistema de Clasificación de Vegetación para el Ecuador Continental*. Proyecto INEFAN/GEF-BIRF y Ecociencia, Quito, Ecuador.

VELLARD, J. (1951): Estudios sobre batracios andinos. I.–El grupo *Telmatobius* y formas afines. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"*, 1: 1-89.

VITT, L.J., SARTORIUS, S.S., AVILA-PIRES, T.C.S., ESPÓSITO, M.C. & MILES D.B. (2000): Niche segregation among sympatric Amazonian teiid lizards. *Oecologia*, 122: 410-420.

WAKE, D.B. (1991): Declining amphibian populations. *Science*, 253: 860.

WIENS, J.J. (1993): Systematics of the leptodactylid frog genus *Telmatobius* in the Andes of northern Peru. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 162: 1-76.

YOUNG, B.E., LIPS, K.R., REASER, J.K., IBÁÑEZ, R., SALAS, A.W., CEDEÑO, J.R., COLOMA, L.A., RON, S., LA MARCA E., MEYER, J.R., MUÑOZ, A., BOLAÑOS, F., CHAVEZ, G. & ROMO, D. (2001): Population declines and priorities for amphibian conservation in Latin America. *Conservation Biology*, 15: 1213-1223.

APÉNDICE I
Material examinado

APPENDIX I
Material examined

Telmatobius cirrhacelis

Provincia Loja: Cerro Toledo (lagunas del Compadre): EPN1737; lagunas del Compadre: EPN 1749-51

Telmatobius niger

Provincia Tungurahua: 1 km al norte de Juan Benigno Vela, 3080 m: KU 131779. **Provincia Bolívar:** Parroquia Salinas, recinto Apahua: EPN 3117-8; Salinas: QCAZ 44, 225, MHNG 2671.87-88, 2499.20-22; Salinas, río Salinas: MHNG 2265.46-47, QCAZ 12565, 2785 (dos renacuajos). **Provincia Chimborazo:** 2 km al sur de Palmira: EPN 3107; lagunas de Atillo: QCAZ 3278-9, 3333 (renacuajo); laguna Negra (lagunas de Atillo): QCAZ 2467-8, 3924 (renacuajos), 7160 (tres renacuajos), 7162, 12144-48, 12158-59, 12160 (renacuajo), 12161-63; desierto de Palmira, 2.5 km al sur de Palmira, 3110 m: KU 165981-86; 3 km al sur de Guamote, 3200 m: KU 178230-31. **Provincia Azuay:** 10 km al sur de Cutchil: QCAZ 1009; Las Tres Cruces (4 km al oeste de la laguna Toreadora), 4000m: QCAZ 12562-4, 3466 (tres renacuajos); 48.8 km ONO de Cuenca, 3380 m: TNHC 62493, TNHC (DMH 90E-35, 90E-42); páramos del Cajas, Palcacocha: QCAZ 3336 (siete renacuajos); Oriental-Las Palmas: EPN 1735; páramos de Matanga: EPN 3113-5; lagunas del Cajas 3850 m: MHNG 2265.48; 10 km al suroeste de Victoria del Portete, 2700 m: KU 131781-2; 17.6 km al sureste de Gualaceo, 3150 m: KU 202662; 14.3 km al sur este de Gualaceo, 3090 m: KU 202663; 11.5 km al sureste de Gualaceo, 2940 m: KU 202669-71, QCAZ 14355; 10 km al noreste de Girón, 2750 m: KU 202676. **Provincia Cañar:** El Tambo, 3600 m: MHNG 2499.17-19, 2499.25; Ingapirca, 3200 m: EPN 1747-8, MHNG 2499.23-4, QCAZ 2788 (dos renacuajos); 4 km al oeste de Ingapirca, 3000 m: KU 178228; laguna de Culebrillas, al este de Charcay: EPN 3108; sector Silante Alto, sitio Alpachaca: EPN 3109-12; 8 km al noroeste de Biblián, 3420 m: KU 131790-94. **Provincia Morona Santiago:** páramos de Matanga: QCAZ 3280-82, 3283 (renacuajo); Sapote, 2500 m: KU 154654.

Telmatobius vellardi

Provincia Loja: Centro Administrativo del Parque Nacional Podocarpus: EPN 3105-6; alrededores del Centro Administrativo del Parque Nacional Podocarpus: QCAZ 653-4; 7 km al norte de San Lucas, 2840 m: KU 120291, 93-95; 6 km al norte de San Lucas, 2850 m: KU 165987; 10 km al sur de Saraguro, 3100 m: KU 165988; 2.1 km al norte de Saraguro, 2500 m: KU 178235; 3.7 km al sur de Saraguro, 2800 m: KU 202679.

Monogr. Herpetol. (2005) 7:39-64

The *Telmatobius* and *Batrachophrynus* species of Peru

EDGAR LEHR

Staatliche Naturhistorische Sammlungen Dresden, Museum für Tierkunde,
Königsbrückerlandstrasse 159, D-01109 Dresden, Germany
(e-mail: edgar.lehr@snsd.smwk.sachsen.de)

Abstract: Currently 22 species of *Telmatobius* are recognized in Peru, 18 (82%) endemic to Peru while three species (*T. culeus*, *T. marmoratus*, and *T. sanborni*) reach Bolivia, and one species (*T. peruvianus*) Chile. The history of taxonomic research of Peruvian *Telmatobius* species is summarized and a species account including distributional data, a short diagnosis and taxonomic remarks is provided. *Telmatobius brevirostris punctatus* Vellard, 1955 is recognized as a distinct species, *T. punctatus*. Two central Peruvian species of the genus *Batrachophrynus* are included in the paper because recent research suggests that they might be too closely related to *Telmatobius* to justify a generic distinction.
Key words: *Batrachophrynus*, distribution, Leptodactylidae, Peru, taxonomy, *Telmatobius.*

Resumen: Las especies de *Telmatobius* y *Batrachophrynus* de Perú. – Actualmente se reconocen 22 especies de *Telmatobius*, 18 (82%) de las cuales son endémicas de Perú mientras tres especies (*T. culeus*, *T. marmoratus*, y *T. sanborni*) alcanzan Bolivia, y una especie (*T. peruvianus*) Chile. Se resume la historia de la investigación taxonómica de *Telmatobius* y se provee de un listado de especies incluyendo datos de distribución, una breve diagnosis y comentarios taxonómicos. *Telmatobius brevirostris punctatus* Vellard, 1955 se reconoce como una especie distinta, *T. punctatus*. Se incluyen en el listado dos especies del Perú central del género *Batrachophrynus* debido a que las últimas investigaciones sugieren que ambas especies pueden estar demasiado estrechamente relacionadas con *Telmatobius* como para justificar una separación genérica.
Palabras clave: *Batrachophrynus*, distribución, Leptodactylidae, Perú, taxonomía, *Telmatobius.*

INTRODUCTION

Frogs of the genus *Telmatobius* Wiegmann, 1834 are semiaquatic to aquatic species which are distributed in the Andes of Ecuador, Peru, Bolivia, Chile and Argentina between 1300 and 5000 m elevation (CEI, 1986). Currently 22 species are recognized in Peru (Fig. 1), 18 (82%) endemic to Peru while three species (*T. culeus*, *T. marmoratus*, and *T. sanborni*) reach Bolivia, and one species (*T. peruvianus*) Chile. The taxonomy of the genus has been recognized as complicated for decades (see PARKER, 1940; TRUEB, 1979; CEI, 1986; LAVILLA, 1988; SINSCH *et al*., 1995; SALAS & SINSCH, 1996), and the description of subspecies on the basis of morphological differences has created a taxonomic chaos in several species groups of *Telmatobius* (DE LA RIVA *et al*., 2000).

The history of taxonomic research of *Telmatobius* starts with the definition of the genus by WIEGMANN (1834) and the description of *T. peruvianus* Wiegmann, 1834 (for comments see LAVILLA, 1997). The description of several species followed: *Telmatobius marmoratus* (Duméril & Bibron, 1841), *Telmatobius jelskii* (Peters, 1873), *Telmatobius culeus* (Garman, 1875). BARBOUR & NOBLE (1920) revised the genera *Phyllobates* and *Telmatobius* and described *Telmatobius ignavus*. PARKER (1940) reviewed

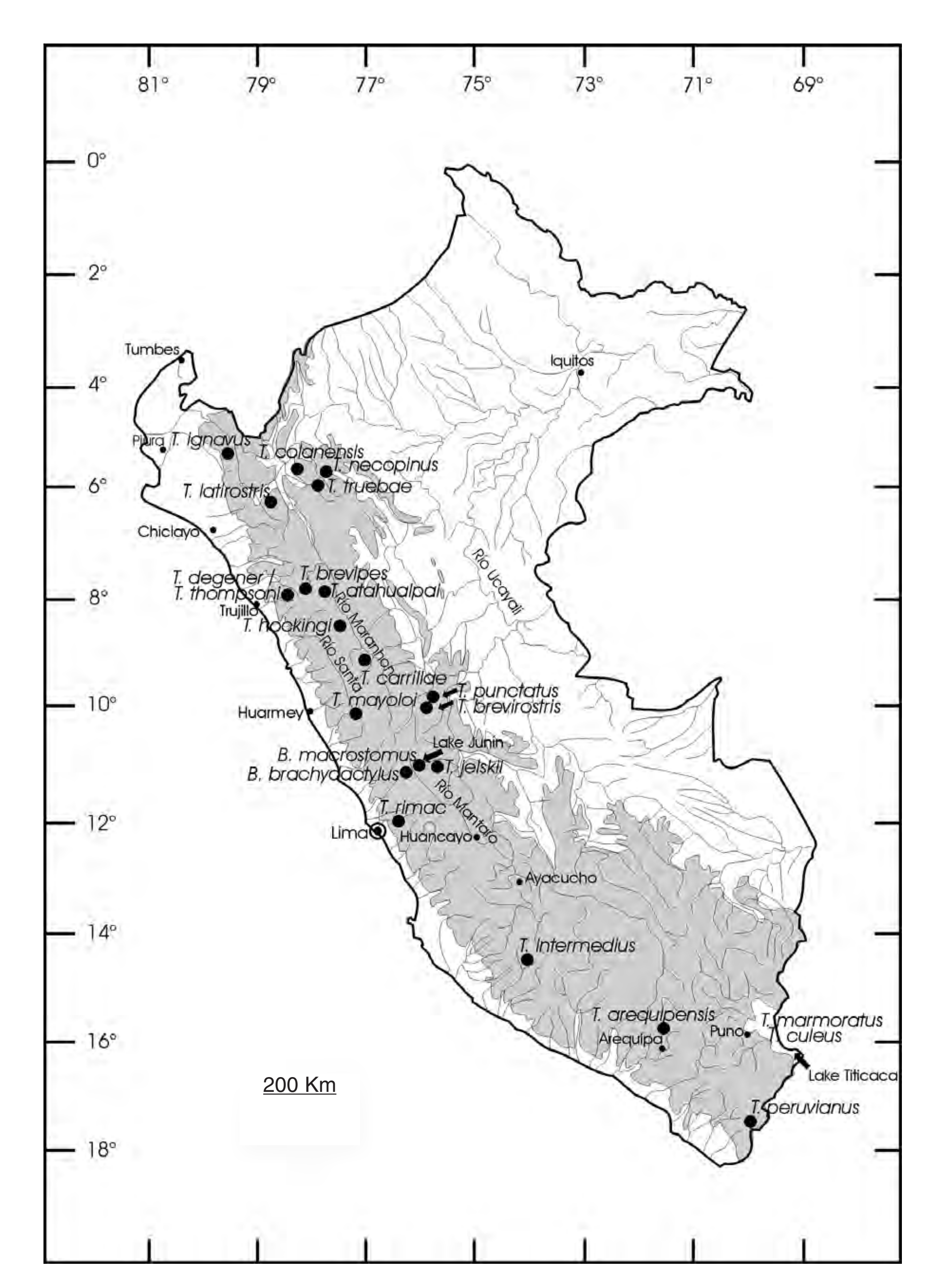


FIGURE 1. Distribution of *Telmatobius* and *Batrachophrynus* in Peru based on type localities (indicated by large dots, except for *B. brachydactylus*, *B. macrostomus*, *T. culeus*, and *T. marmoratus*, where type locality is difficult to localize) of the species. Andean region above 3000 m altitude (grey), main rivers (grey lines), and cities (small dots) are for orientation. For further distributional data see species account.

FIGURA 1. Distribución de *Telmatobius* y *Batrachophrynus* en Perú basada en las localidades tipo de las especies (indicadas por puntos grandes, excepto para *B. brachydactylus*, *B. macrostomus*, *T. culeus* y *T. marmoratus*, para las cuales la localidad tipo es difícil de localizar). Como orientación se indica la región andina por encima de 3000 m (gris), los principales ríos (líneas grises), y las principales ciudades (puntos pequeños). Para datos adicionales de distribución, ver el correspondiente texto de cada especie.

the *Telmatobius* species of the Titicaca region and described two new subspecies (*T. culeus albiventris*, *T. escomeli crawfordi*) in Peru and three new species (*T. bolivianus*, *T. hintoni*, *T. simonsi*) in Bolivia. SCHMIDT (1954) described *Telmatobius rimac* and *T. sanborni*.

Basic taxonomic work on *Telmatobius* species of Peru and neighbouring countries was done by VELLARD between 1946 and 1970. VELLARD (1951, 1955) described *Telmatobius* species and subspecies from southern and central Peru. MORALES (1988) described *T. carrillae* from central Peru (Departamento de Ancash). WIENS (1993) reviewed the *Telmatobius* species of northern Peru, provided a key to this region, described six species (*T. atahualpai*, *T. colanensis*, *T. degener*, *T. necopinus*, *T. thompsoni*, *T. truebae*), and analyzed the taxonomic status of populations of *Telmatobius* using external morphology, osteology, larval morphology, and allozyme electrophoresis. SINSCH (1985) published information about the reproductive biology of *T. jelskii*, and taxonomical and ecological information about the anuran fauna of the central Peruvian Andes (SINSCH, 1986, 1990). SINSCH *et al.* (1995) reassessed the taxonomic status of central Peruvian *Batrachophrynus* and *Telmatobius* using morphometry and SINSCH & JURASKE (1995) by using allozyme electrophoresis. As a result, many of Vellard's *Telmatobius* subspecies were rejected by SINSCH *et al.* (1995). SALAS & SINSCH (1996) described *T. hockingi* and *T. mayoloi* from Departamento de Ancash in central Peru. LEHR & FUENTES (2000) provided a new locality record for *T. carrillae* in Departamento de Huánuco, and LEHR (2002) and LEHR *et al.* (2002a) reported new locality records for *T. mayoloi* and *T. rimac* in Departamento de Ancash and for *T. brevirostris* in Departamento de Huánuco.

Between 1946 and 1970 Vellard described 26 species of *Telmatobius*, but types for the new species were designated only in three papers (VELLARD, 1946, 1951, 1955). Eleven of Vellard's taxa did not have identifiable name bearing types (LAVILLA, 1988), and therefore lectotype designations were necessary. LAVILLA (1988) designated five lectotypes and presented a "list of *Telmatobius* species and subspecies described by Vellard, and the situation of their name-bearing types." Lectotypes were designated by LAVILLA (1988, 1997), by MORALES *et al.* (1990) and WIENS (1993). Unfortunately, some lectotype designations of MORALES *et al.* (1990) and WIENS (1993) did not follow the international code of nomenclature and became invalid as demonstrated by LAVILLA (1997).

VELLARD (1992) synonymized *Telmatobius albiventris* Parker, 1940 with *T. culeus*. In 1940, PARKER (1940) described *T. escomeli crawfordi* as a new subspecies of *T. escomeli* Angel, 1923. VELLARD (1953) recognized *T. e. crawfordi* as a distinct species *T. crawfordi* and described two subspecies: *T. c. semipalmatus*, *T. c. microcephalus*, while the former *T. e. crawfordi* became the nominal subspecies: *T. c. crawfordi* Parker, 1940. BENAVIDES *et al.* (2002) synonymized *T. e. crawfordi* with *T. culeus* and implied synonymy of *T. c. semipalmatus* with *T. culeus*. Therefore, currently *T. crawfordi* Parker, 1940 is not considered valid. DE LA RIVA *et al.* (2000) recognized *T. bolivianus*, *T. verrucosus*, and *T. sanborni* as distinct, but provided no discussion of evidence (FROST, 2002). Species validity has been proven for *T. sanborni* Schmidt, 1954 by DE LA RIVA (2005) and therefore was added to the Peruvian species list.*

The generic boundaries of both

* Editor's note: While this paper was in press, the description of the species herein reported as *Telmatobius* sp. was published; the new species is named *T. timens* De la Riva, Aparicio and Ríos (see account of *Telmatobius* sp. in p. 89 and reference in page 95).

Phrynopus Peters, 1873 and *Telmatobius* are currently not clearly defined (LEHR *et al*., 2002b). The similarity of *Phrynopus* and *Telmatobius* is reflected in the nomenclature history of *Phrynopus juninensis*, which was changed from *Eusophus* to *Telmatobius* by LYNCH (1978) and subsequently changed to *Phrynopus* by CANNATELLA (1985), also see LEHR *et al*. (2002b).

Recent research on *Batrachophrynus* and *Telmatobius* suggests a low genetic differentiation and closer relationship between each other than each to any other telmatobiine genus (C. Aguilar, D.C. Cannatella, J.H. Córdova & U. Sinsch, personal communication). *Batrachophrynus* even might represent a modified *Telmatobius* (U. Sinsch, personal communication). As the validity of generic distinction between *Batrachophrynus* and *Telmatobius* is doubtful, the *Batrachophrynus* species are included in the species list, but additional information is needed for a reassessment. The genus *Batrachophrynus* was defined by PETERS (1873) for *B. brachydactylus* and *B. macrostomus*. The definition of both genera was mainly based on the absence (*Brachydactylus*) vs. presence (*Telmatobius*) of maxillary and prevomerine teeth. LYNCH (1971) considered the morphological differences between both genera as weak, and it remained unclear, if the genus *Batrachophrynus* is justified. Based on morphometric differences, LAURENT (1983) on the other hand assigned *Batrachophrynus brachydactylus* to a monotypic third genus *Lynchophrys*. In 1988, MORALES described *T. carrillae*, which shares characters of both *Telmatobius* and *Batrachophrynus* (see species account). SINSCH (1990) did not follow LAURENT (1983), SINSCH & JURASKE (1995) implicated synonymy, and SINSCH *et al*. (1995) synonymized *Lynchophrys* with *Batrachophrynus*.

In Peru, as well as in other Andean countries, *Telmatobius* species (and *Batrachophrynus* ssp.) are endangered by modern agriculture, pollution of water, and commercial use of frogs for traditional medicine and food (LEHR, 2000, 2002; LAVILLA, 2001). Especially the use of *Telmatobius* species to prepare a medical drink called "Extracto de Rana" is famous in Lima and of economic importance (LEHR, 2000) (Fig. 2). Due to these anthropological influences *Telmatobius* (and *Batrachophrynus*) species regionally have become rare or even extinct.

The purpose of this paper is to give a short summary about the knowledge of the Peruvian *Telmatobius* and *Batrachophrynus* species, including distributional data, a short diagnosis and taxonomic remarks.

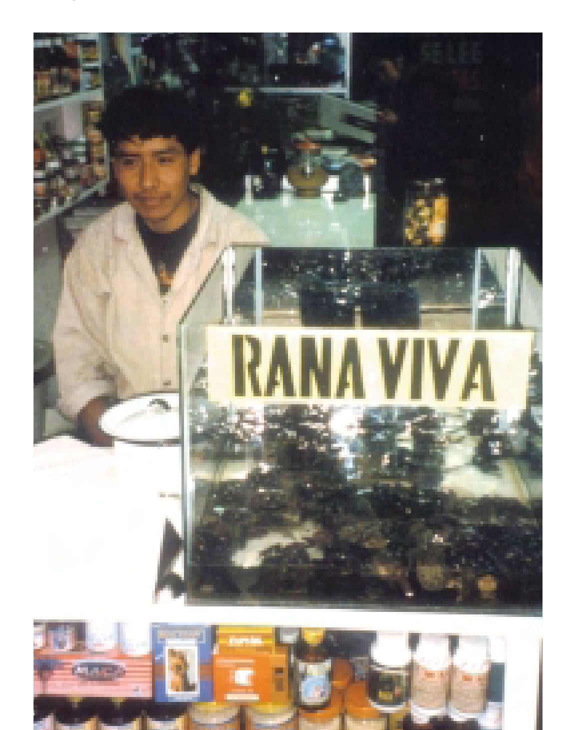


FIGURE 2. *Telmatobius* species ("Rana viva") are offered for preparing the medical drink "Extracto de Rana", Avenida Tacna, Lima. Photo: E. Lehr.

FIGURA 2. Ejemplares de *Telmatobius* ("Rana viva") son ofrecidos para preparar la bebida medicinal "Extracto de Rana", Avenida Tacna, Lima. Foto: E. Lehr.

MATERIALS AND METHODS

Measurements taken with calipers and rounded to the nearest 0.1 mm are: SVL (snout-vent length), TL (tibia length), FL (foot length, distance from proximal margin of inner metatarsal tubercle to tip of fourth toe), HL (head length, from angle of jaw to tip of snout), HW (head width, at level of angle of jaw), ED (eye diameter), IOD (interorbital distance), EW (eyelid width), IND (internarial distance), E-N (eye-nostril distance, straight line distance between anterior corner of orbit and posterior margin of external nares). Drawings were made by the author using a stereomicroscope with drawing tube attachment (Nikon SMZ-U). For coloration in life, the Naturalist's Color Guide (SMITHE, 1975, 1981) was used a standard reference. Tadpole stages follow GOSNER (1960). Acronyms for museum collections follow those of LEVITON *et al.* (1985) with the addition of MHNSM (Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Peru). The acronym CT refers to the color transparency number of slides from the herpetological collection of Kansas University.

PERUVIAN SPECIES OF *Telmatobius* AND *Batrachophrynus*

Batrachophrynus brachydactylus

Peters, 1873 (Fig. 3)

Syntypes: ZMB 7703-05.

Type locality: "Ebenfalls aus den Hochgebirgen Peru's von derselben Localität".

Distribution: Endemic to Peru, Departamento de Junín and Departamento de Pasco, 4000-4600 m elevation (SINSCH, 1990).

Diagnosis: SVL in males to 71.9 mm, in females to 69.4 mm (SINSCH *et al.*, 1995); tympanum absent, premaxillary teeth absent; skin of dorsum smooth without granular glands; dorsum dark brown with yellow blotches; skin of abdominal region less folded; venter pale with few small blotches; fingers short (SINSCH, 1990); nuptial excrescences absent (WIENS, 1993).



FIGURE 3. *Batrachophrynus brachydactylus.* Peru, Department of Junín, Ondores. Photo: N. Wilbert.

FIGURA 3. *Batrachophrynus brachydactylus.* Perú, Departamento de Junín, Ondores. Foto: N. Wilbert.

Remarks: *Batrachophrynus brachydactylus* externally resembles *Telmatobius mayoloi* (see remarks of *T. mayoloi*). For biology of the semi-aquatic species and drawing and measurements of the tadpole see SINSCH (1990). The tadpole of *B. brachydactylus* will be described by Lehr and Aguilar.

Batrachophrynus macrostomus

Peters, 1873 (Fig. 4)

Syntypes: ZMB 7700-02.

Type locality: "Colonie Amable Maria, Montaña de Vitoe, Peru."

Distribution: Endemic to Peru, Departamento de Junín (Lago de Junín) (VELLARD, 1951; SINSCH *et al.*, 1995).

Diagnosis: SVL in males to 141.0 mm, in females to 170.3 mm (SINSCH *et al.*, 1995); tympanum absent; premaxillary teeth absent; skin of dorsum smooth without granular



FIGURE 4. *Batrachophrynus macrostomus* (SVL = 110 mm) from Lake Junín. Photo: M. Lundberg.

FIGURA 4. *Batrachophrynus macrostomus* (SVL = 110 mm) del Lago Junín. Foto: M. Lundberg.



FIGURE 5. *Telmatobius arequipensis* (KU 162890). Peru, Departamento de Arequipa, Río Yura, 3 km NW Yura, 2250 m. Photo: W.E. Duellman (CT 4998).

FIGURA 5. *Telmatobius arequipensis* (KU 162890). Perú, Departamento de Arequipa, Río Yura, 3 km al NO de Yura, 2250 m. Foto: W.E. Duellman (CT 4998).

glands; dorsum dark brown, dark blotches in some, skin of abdominal region heavily folded, venter pale with few, small blotches; fingers long and thin (SINSCH, 1990); lack nuptial excrescences (WIENS, 1993).

Remarks: The information for the distribution of *B. macrostomus* by FROST (1985) "Andes of southern Peru and Bolivia" is wrong (SINSCH *et al*., 1995). For biology of the aquatic species and its tadpoles see VELLARD (1951) and SINSCH (1990). VELLARD (1951) cited a tadpole with a total length of 200 mm. The tadpole of *B. macrostomus* will be described by Lehr and Aguilar.

Telmatobius arequipensis
Vellard, 1955 (Fig. 5)

Lectotype: MHNJP 1957.861 (formerly MHNJP 366).

Type locality: "Ríachuelo de Yura; praderas inundadas cerca del río Chili, riachuelos cerca de Arequipa (2400-2600 m)."

Distribution: Endemic in Peru, Departamento de Arequipa and Departamento de Puno (RODRÍGUEZ *et al*., 1993).

Diagnosis: SVL up to 58.0 mm (VELLARD, 1955); tympanum absent, premaxillary teeth present; skin on dorsum shagreened; dorsal skin slightly swollen, glandular, with low pustules, more abundant in males; dorsum uniformly dark gray or with darker, rounded blotches; legs ventrally yellow; yellow coloration may extends to the venter; ventral region glandular; nuptial excrescences and pectoral spicules keratinized, conical, very thick, pectoral spines conical, very strong; nuptial pad with small, conical, keratinized spines on inner side of thumb; nuptial spines on chest (LAVILLA, 1988); males with keratinized nuptial excresences on finger I and II (WIENS, 1993).

Remarks: VELLARD (1955) described two subspecies: *T. a. arequipensis* and *T. a. natator*. A lectotype was designated by LAVILLA (1988). The subsequent lectotype designation by MORALES *et al*. (1990) is invalid (LAVILLA, 1997). CORDOVA & DESACILLEAUX (1987) described the karyotype of *T. arequipensis*. The tadpole of *T. arequipensis* is undescribed.

Telmatobius atahualpai
Wiens, 1993 (Fig. 6)

Holotype: KU 212485.

Type locality: ”The north slope of the Abra Barro Negro, 28 km SSW Leimebamba (7° 48’ S, 77° 51’ W), 3470 m, Departamento Amazonas, Peru.”

Distribution: Endemic to Peru, Departamento de Amazonas, Departamento de San Martín (Rodríguez, personal communication) restricted to the westernmost ridge of the Cordillera Central of northern Peru, at elevations of 2600-4000 m (FROST, 2002), 3450-3600 m (WIENS, 1993). Specimens were found under rocks by day and under a rock at the edge of a small stream (KU 212485) (WIENS, 1993).

Diagnosis: Maximum size of adults unknown; tympanum absent; premaxillary teeth present; condition of nuptial spines unknown; skin of dorsum smooth; dorsal coloration black with greenish-gold flecks; venter gray, unpatterned (WIENS, 1993).

Remarks: The tadpole of *T. atahualpai* is unknown. This species is easily distinguished from the other northern Peruvian *Telmatobius* by its unique dorsal coloration of black with greenish flecks (WIENS, 1993).

Telmatobius brevipes
Vellard, 1951 (Fig. 7)

Holotype: MHNJP 246.3, lost according to MORALES *et al*. (1990).

Type locality: “Huamachuco”, Departamento de La Libertad, Peru.

Distribution: Endemic to Peru, Departamento de La Libertad and Departamento de Cajamarca (RODRÍGUEZ *et al*., 1993), cloud forest to wet páramo habitats in the Cordillera Occidental of northern Peru, where it is relatively widely distributed at elevations from 2000-3520 m (WIENS, 1993). The species occurs in or along streams or irrigation ditches in páramo and in cultivated areas (WIENS, 1993). Specimens collected by WIENS (1993) where found during the day under rocks or in streamside vegetation.



FIGURE 6. *Telmatobius atahualpai* (KU 212585). Peru, Department of Amazonas, N slope Abra Barro Negro, 28 km SSW Leimebamba, 3470 m. Photo: W.E. Duellman (CT 8420).

FIGURA 6. *Telmatobius atahualpai* (KU 212585). Perú, Departamento de Amazonas, ladera norte de Abra Barro Negro, 28 km SSO de Leimebamba, 3470 m. Foto: W.E. Duellman (CT 8420).



FIGURE 7. *Telmatobius brevipes* (KU 212424). Peru, Department of Cajamarca, 8 km S Cajamarca, 3050 m. Photo: W.E. Duellman (CT 8417).

FIGURA 7. *Telmatobius brevipes* (KU 212424). Perú, Departamento de Cajamarca, 8 km al S de Cajamarca, 3050 m. Foto: W.E. Duellman (CT 8417).

Diagnosis: SVL in males to 63.5 mm, in females to 71.3 mm; tympanum usually absent (sometimes present); premaxillary teeth present; skin usually smooth dorsally and ventrally; dorsum dull brown or gray, usually with darker spots; venter pale brown or gray, underside of limbs frequently with yellowish color; nuptial spines minute, extensive on dorsal, lateral, and ventral surface of thumb; nuptial pad continuous with inner palmar tubercle (WIENS, 1993).

Remarks: The designation of a lectotype by WIENS (1993) is invalid (LAVILLA, 1997). The tadpole was described by WIENS (1993) based on an individual (from the series KU 181857) at stage 38.

Telmatobius brevirostris

Vellard, 1955 (Figs. 9-13)

Lectotype: MHNSM 7676 (formerly Batrac. 424), designated by MORALES *et al.* (1990).

Type locality: "Chasqui, Provincia de Ambo (2000 m)", Departamento de Huánuco, Peru.

Distribution: Endemic to Peru, restricted to Departamento de Huánuco (provincias de





FIGURE 9. *Telmatobius brevirostris* (MHNSM 20465, female) in lateral (A) and dorsal (B) view. Photos: E. Lehr.

FIGURA 9. *Telmatobius brevirostris* (MHNSM 20465, hembra) en vista lateral (A) y dorsal (B). Fotos: E. Lehr.

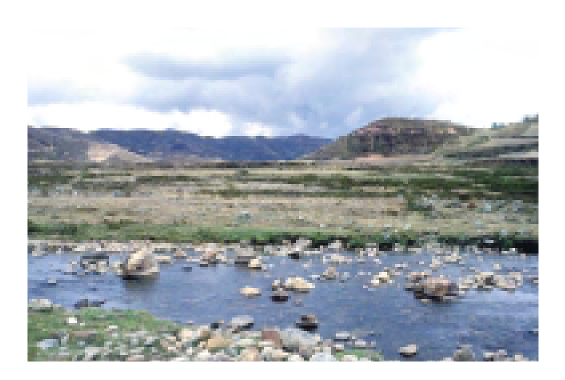


FIGURE 8. Habitat of *Telmatobius brevirostris* showing Río Tomayrica (3310 m elevation, 23 August 1998). Photo: E. Lehr.

FIGURA 8. Hábitat de *Telmatobius brevirostris;* Río Tomayrica (3310 m de altitud, 23 agosto 1998). Foto: E. Lehr.

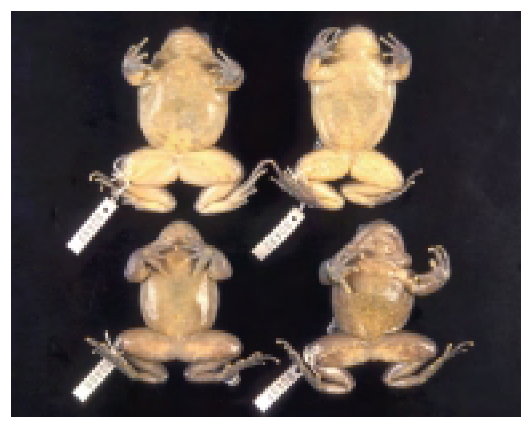


FIGURE 10. Ventral views of *Telmatobius brevirostris* (above, left: SMF 80492, right: SMF 80493) and *Telmatobius punctatus* (below, left: SMF 80488, right: SMF 80487). Photo: F. Höhler.

FIGURA 10. Vista ventral de *Telmatobius brevirostris* (arriba, izquierda: SMF 80492, derecha: SMF 80493) y *Telmatobius punctatus* (abajo, izquierda: SMF 80488, derecha: SMF 80487). Foto: F. Höhler.



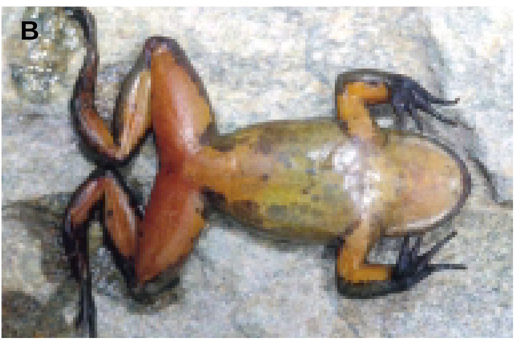


FIGURE 11. *Telmatobius brevirostris* from Río Tomayrica (SMF 80494, male) in dorsal (A) and ventral (B) view. Photos: E. Lehr.

FIGURA 11. *Telmatobius brevirostris* de Río Tomayrica (SMF 80494, macho) en vistas dorsal (A) y ventral (B). Fotos: E. Lehr.

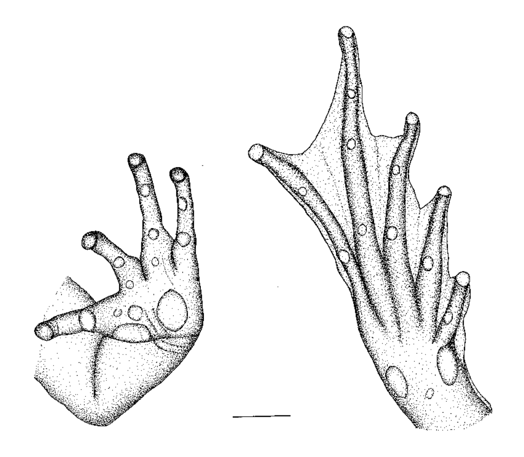


FIGURE 12. Palmar view of hand (right) and plantar view of foot (left) of *Telmatobius. brevirostris* (SMF 80492, female). Scale = 5 mm.

FIGURA 12. Palma de la mano (derecha) y planta del pie (izquierda) de *Telmatobius brevirostris* (SMF 80492, hembra). Escala = 5 mm.

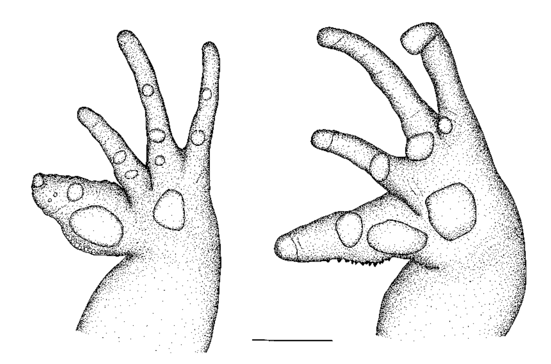


FIGURE 13. Palmar views of hands of male *Telmatobius brevirostris* (left, SMF 80494) and male *Telmatobius punctatus* (right, SMF 80488). Scale = 5 mm.

FIGURA 13. Palmas de la mano de macho de *Telmatobius brevirostris* (izquierda, SMF 80494) y macho de *Telmatobius punctatus* (derecha, SMF 80488). Escala = 5 mm.

Ambo and Huánuco), 2000-3600 m altitude. Tadpoles of *T. brevirostris* were collected between 18 and 23 August 1998 in Chaglla, Maraypata and Tomayrica in rivers under stones or swimming in quiet water (LEHR, 2002).

Diagnosis: SVL in males to 56.1 mm (MHNSM 20465), in females to 61.0 mm (MHNSM 20467); tympanum absent; premaxillary teeth present; skin of dorsum smooth with or without keratinized spines; dorsal coloration in life dark grey to olive with dark grey blotches; ventral coloration pale grey or pale green with grey and orange blotches; ventral surfaces of arms (except hands) and legs (except feet) orange; thumb of males with swollen nuptial pad which bears minute, close-set nuptial spines restricted to dorsal and medial surface of thumb; nuptial pad separate from inner palmar tubercle.

Remarks: VELLARD (1955) described three subspecies of *T. brevirostris* which he received from different elevations between 2000 and 3600 m and from separated valleys: *T. b. brevirostris*: "Chasqui, Provincia de Ambo (2000 m)", Departamento de Huánuco; *T. b. parvulus*: "Riachuelo pedregoso, cerca

de Caina (Huánuco), 3600 m", provincia de Ambo, Departamento de Huánuco; *T. b. punctatus*: "Santa María de Valle, Huánuco (2300 m)", provincia de Huánuco, Departamento de Huánuco. The subspecies descriptions were done by VELLARD (1955) without determination of number of individuals (LAVILLA, 1988). Three adult males of *T. b. brevirostris*, two adult males of *T. b. punctatus*, and two adult males, four adult females and one juvenile of *T. b. parvulus* were cited by VELLARD (1955) on page 26, and on page 28 only one number for each subspecies is presented: Batracios 424 for *T. b. brevirostris*; Batracios 240 for *T. b. punctatus*, and Batracios 493 for *T. b. parvulus*.

Therefore MORALES *et al*. (1990) designated lectotypes: *T. brevirostris* MHNSM 7676 (formerly Batrac. 424), *T. b. parvulus* MHNSM 7666 (formerly Batrac. 493), *T. b. punctatus* MHNSM 7681 (formerly Batrac. 240). The subspecies were rejected by SINSCH *et al*. (1995). Lehr received alive specimens of *T. b. brevirostis* (MHNSM 20467, SMF 80493) and *T. b. punctatus* (MHNSM 20463, SMF 80487-88) simultaneously from a local at Chaglla (Departamento Huánuco) who claimed to have found the specimens in a nearby river on 24 August 1998. Beside the fact of a probable syntopic distribution, the specimens of both taxa were so different in aspects of external morphology and coloration (see Figs. 9-13, 25-27), that LEHR (2002) supposed species status: *T. b. punctatus* is excluded as a subspecies of *T. brevirostris* herein. *Telmatobius brevirostris* can easily be distinguished from *T. punctatus* by the combination of the following characters (characters of *T. punctatus* in parentheses): webbing of feet extensive (Fig. 12) (webbing of feet reduced [Fig. 27]); outer and inner metatarsal tubercles nearly of the same size (outer metatarsal tubercle smaller than inner); thumb of males with swollen nuptial pad which bears minute, close-set nuptial spines restricted to dorsal and medial surface of thumb (Fig. 13) (nuptial pad not swollen, few, large conical nuptial spines restricted to dorsal and medial surface of thumb [Fig. 13]); dorsal skin smooth with or without small keratinized spines (Fig. 11A) (dorsal skin tubercular without spines [Fig. 26B]); dorsal coloration in life dark grey to olive with dark grey blotches (Figs. 9, 11) (dark brown to olive with netlike yellow blotches [Figs. 25, 26] or small yellow blotches); ventral coloration in life pale grey or pale green with grey and orange blotches (greyish brown or brown with cream and pale orange blotches), ventral surfaces of arms [except hands] and legs [except feet] orange (Fig. 11B) (orange coloration pale and reduced to blotches). For further comments on *T. punctatus* see species account. The author follows SINSCH *et al*. (1995), that *T. b. parvulus* is a synonym of *T. b. brevirostris*.

Additional specimens of *T. b. brevirostris* were received in Chaglla (MHNSM 20464-67, SMF 80489-93) and were found in the Río Tomayrica (MHNSM 20468-69, SMF 80494, Fig. 8). For measurements of selected specimens see Table 1.

Color in life descriptions of three specimens of *T. b. brevirostris* were noted by Lehr between 23 and 24 August 1998 as follows: SMF 80494, male from Tomayrica (Figs. 8, 11): dorsally dark grey to olive with dark grey blotches, ventrally pale grey with orange blotches on chest, venter and extremities, hand and feet surfaces dark grey to black; SMF 80493, female from Chaglla: dorsally olive (Color 49 Greenish Olive) with dark grey (82 Blackish Neutral Grey) blotches, laterally paler than dorsal coloration (between 42 Olive-Gray and 59 Lime Green) and without blotches, iris olive (49) with black reticulation, ventrally throat, chest and venter pale green (59) with grey (84 Medium Neutral Gray) and orange (18 Orange Yellow) blotches,

TABLE 1. Measurements (in mm) of adults of *Telmatobius brevirostris* and *T. punctatus*. For abbreviations see Materials and Methods.

TABLA 1. Medidas (en mm) de adultos de *Telmatobius brevirostris* y *T. punctatus*. Para abreviaturas véase Materials and Methods.

Specimen	Sex	SVL	TL	FL	HL	HW	ED	IOD	EW	IND	E-N
T. brevirostris MHNSM 20467	♀♀	61.0	27.2	30.2	15.8	21.0	5.1	5-2	3.7	4.5	4.3
T. brevirostris SMF 80493	♀♀	59.5	27.0	30.0	17.1	20.2	5.8	5.5	3.5	3.7	4.1
T. brevirostris SMF 80492	♀♀	58.2	26.1	28.0	17.0	19.5	5.5	4.2	3.9	3.6	4.5
T. brevirostris MHNSM 20468	♀♀	55.5	25.5	27.4	15.4	19.4	5.0	4.5	3.5	3.8	4.2
T. brevirostris MHNSM 20465	♂♂	56.1	26.1	29.0	15.9	20.5	4.0	5.0	4.1	3.8	4.0
T. brevirostris SMF 80494	♂♂	54.1	24.9	27.5	15.4	17.7	4.8	4.0	2.9	3.4	4.2
T. punctatus MHNSM 20463	♀♀	64.9	26.0	31.0	18.3	21.9	5.5	3.8	4.5	3.4	5.2
T. punctatus SMF 80487	♀♀	57.7	26.8	29.9	20.0	22.1	5.9	4.3	4.5	3.8	4.5
T. punctatus SMF 80488	♂♂	56.2	25.7	28.0	18.5	20.3	5.3	4.5	4.3	3.3	4.4

extremities orange (18), partly with grey (84) blotches, surfaces of hands and feet dark grey (83 Dark Neutral Gray); MHNSM 20467, male from Chaglla: similar colored as SMF 80493, but orange coloration (between 16 Chrome Orange and 17 Spectrum Orange) darker.

The tadpole of *T. b. brevirostris* will be described by Lehr and Aguilar in the near future. A juvenile (MHNSM 20464, stage 45) had a SVL of 30.0 mm.

Telmatobius carrillae

Morales, 1988 (Figs. 14-15)

Holotype: MHN 1528.

Type locality: "Puna de Crusjircan (09° 14' S, 77° 02' W), 3950 m, 3 km al NO de Yuracyacu, Provincia Antonio Raimondi, Departamento Ancash."

Distribution: Endemic to Peru, Departamento de Ancash and Departamento de Huánuco, restricted to puna regions, 3950-4000 m altitude. Tadpoles were found by a local 14 September 1998 in Río Blanco (10° 04' 53" S, 76° 46' 09" W) under stones at daytime.

Diagnosis: SVL in males to 52.4 mm, in females to 55.9 mm (SINSCH *et al*., 1995); tympanum absent; premaxillary teeth absent; skin of dorsum smooth; dorsum in life dark cream to grey with dark brown to dark grey blotches; venter pale cream to pale grey with few dark brown to dark grey blotches; nuptial spines minute and close-set on dorsal, lateral, and ventrolateral surface of thumb; nuptial pad continuous with inner palmar tubercle.

Remarks: First record for Departamento de Huánuco and southernmost in Peru by LEHR & FUENTES (2000) based on specimens (Figs. 14, 15) collected by a local in Baños (Caserío de Río Blanco), 4000 m. Baños is located about 90 km (airline) southeast of the



FIGURE 14. *Telmatobius carrillae* from Río Blanco in Baños in dorsal view. Photo: E. Lehr.

FIGURA 14. *Telmatobius carrillae* de Río Blanco en Baños, en vista dorsal. Foto: E. Lehr.



FIGURE 15. *Telmatobius carrillae* from Río Blanco in Baños in ventral view. Photo: E. Lehr.

FIGURA 15. *Telmatobius carrillae* de Río Blanco en Baños, en vista ventral. Foto: E. Lehr.

type locality. LEHR (2002) mentioned *Telmatobius* specimens collected in Quío (Departamento de Huánuco) between 3700-3880 m altitude, which are similar to *T. carrillae*. Both taxa have a narrow body, smooth skin, indistinct supratympanic fold, absence of maxillary teeth, and males bear minute, close-set nuptial spines on ventral and lateral surfaces of thumbs. Both taxa based on specimens from Baños and Quío (airline distance approximately 43 km) can be distinguished (data taken from LEHR 2002) in respect of snout-vent-length and coloration (characters of *T*. cf. *carrillae* in parentheses): maximal snout-vent-length in males [SMF 80532] 41.6 mm (52.6 mm, MHNSM 20501), in females [MHNSM 20508] 40.0 mm (58.5 mm, MHNSM 20499); *T. carrillae* is dorsally colored grey (olive to grey) with dark grey blotches (dark grey and sometimes reddish brown blotches) and ventrally pale grey with few dark grey blotches (many dark grey blotches). Osteological and morphological research is necessary to clear the status of the *Telmatobius* specimens from Quío. MORALES (1988) suspected the systematic position of *T. carrillae* was intermediate between *Telmatobius* and *Batrachophrynus*, as *T. carrillae* shares with *Batrachophrynus* the position of tongue, absence of maxillary and vomerine theeth, small choanae, form of interdigital web, labial tooth row formula of the tadpole, and the irregular spots on the ventral region of thighs, all of which make it very similar to *B. brachydactylus*. Therefore MORALES (1988) thought that *T. carrillae* could be a small species of *Batrachophrynu*s, but mentioned that molecular and cytological results beside ecological studies are necessary to decide the separation. By analysing a three character complex (osteological features, nuptial pad morphology and integument structure) in seven central Peruvian Telmatobiinae, SINSCH *et al*. (2005) could show that *T. carrillae* is placed closer to *Batrachophrynus* than to any *Telmatobius*. The tadpole of *T. carrillae* was described by MORALES (1988).

Telmatobius colanensis
Wiens, 1993

Holotype: LSUMZ 37102.

Type locality: "From the Cordillera Colán, SE La Peca (ca. 5° 34' S, 78° 19' W), 2410 m, Departamento Amazonas, Peru."

Distribution: Endemic to Peru, Departa-

mento de Amazonas, known only from the type locality. The specimen was collected in a rocky, high-gradient stream in undisturbed cloud forest by T. Schulenberg (WIENS, 1993).

Diagnosis: SVL in males to 62.5 mm; tympanum absent; premaxillary teeth present; skin of dorsum smooth; in preservative dorsum dull gray and venter tan; nuptial spines large, conical, restricted to dorsal and lateral surface of thumb; nuptial pad separate from inner palmar tubercle (WIENS, 1993).

Remarks: The species description was based on one adult male. Color in life unknown. The tadpole of *T. colanensis* is unknown.

Telmatobius culeus (Garman, 1875)

Syntypes: MCZ 1077-78, 1080, 1088, 1091, 1810-12, UMMZ 48072 (formerly MCZ 1080), UMMZ 50096 (formerly MCZ 1079), NHMW 22866 (formerly MCZ).

Type locality: "Abundant in the extensive beds of weeds which occur on the bottom of Lake Titicaca ... Numbers were brought up in the trawl at more than four miles from the shore."

Distribution: Peru and Bolivia: region in vicinity of Lake Titicaca and Laguna de Arapa; Peru: Lake Umayo and Lake Chajchora in Departamento de Puno, Peru (FROST, 2002) and Departamento de Arequipa.

Diagnosis: SVL in males to 116.4 mm (SINSCH *et al*., 1995), in females to 134.0 mm (PARKER, 1940); tympanum absent; premaxillary teeth present; skin of dorsum slightly granular, more so on the flanks; skin very baggy and thrown into folds on the flanks and legs; dorsum grey, often with numerous white dots, and the lower surfaces are a lighter grey with circular light spots which may reduce the ground colour to a reticulum (PARKER, 1940).

Remarks: Aquatic species. VELLARD (1953) recognized six subspecies of *T. culeus* (*T. c. culeus*, *T. c. dispar*, *T. c. escomeli*, *T. c. exsul*, *T. c. fluviatilis*, *T. c. lacustris*) which were rejected by SINSCH *et al*. (1995). For comments on *T. culeus* also see VELLARD (1954). *Telmatobius albiventris* Parker, 1940 was synonymized by VELLARD (1992) with *T. culeus*. PARKER (1881, "1882") described the larval chondrocranium of *T. culeus* (as *Cyclorhamphus*, sic). PARKER (1940) did a brief larval description of *T. c. culeus.*

Telmatobius degener
Wiens, 1993 (Fig. 16)

Holotype: UF 39736.

Type locality: "13 km ESE Yamobamba, 18 km SE Agallpampa on road from Otuzco to Huamachuco (7° 59' S, 78° 36' W), Departamento La Libertad, Peru, 3290 m."

Distribution: Endemic to Peru, only known from the type locality in the Cordillera Occidental, Departamento de La Libertad (WIENS, 1993). "The type series was collected in a densely vegetated roadside marsh in an open pasture. The marsh was fed by a



FIGURE 16. *Telmatobius degener* (KU 212463). Peru, Department of Amazonas, 11 km SE Chachapoyas, 2840 m. Photo: W.E. Duellman (CT 8423).

FIGURA 16. *Telmatobius degener* (KU 212463). Perú, Departamento de Amazonas, 11 km al SE de Chachapoyas, 2840 m. Foto: W.E. Duellman (CT 8423).

brook draining into Rio Moche, and was in the Very Humid Subalpine Páramo life zone. The frogs were active and abundant in pools and running water by day (13:30 h), and were found simultaneously with *Telmatobius thompsoni*" (WIENS, 1993).

Diagnosis: SVL in males to 48.9 mm, in females to 49.6 mm; tympanum absent; premaxillary teeth absent; skin on dorsum smooth; in preservative dorsum gray to brown, venter yellowish cream with gray speckling; nuptial spines moderately large, distinctly conical, on dorsal and ventral surface of thumb; nuptial pad continuous with inner palmar tubercle (WIENS, 1993).

Remarks: *Telmatobius degener* can be distinguished from other northern Peruvian *Telmatobius* on basis of its small size and distinctive osteological features (WIENS, 1993). Color in life of *T. degener* is unknown (WIENS, 1993). The tadpole of *Telmatobius degener* is unknown.

Telmatobius hockingi
Salas & Sinsch, 1996 (Fig. 17)

Holotype: URP 116.

Type locality: "Rio Sihuas 5 km from Sihuas, Provincia Sihuas, Departamento Ancash, Peru, 2700 m altitude, 77° 38' 14" W, 08° 30' 00" S."

Distribution: Endemic to Peru, Departamento de Ancash, type locality and Piscobamba (SALAS & SINSCH, 1996), 2700 m altitude. Frogs of the type series were collected during the day under rocks in a stream (Rio Sihuas) of strongly running water passing through an alder (*Alnus jorullensis*) forest (SALAS & SINSCH, 1996).

Diagnosis: SVL in males to 52.5 mm, in females to 64.8 mm; tympanum absent; premaxillary teeth present; skin of dorsum smooth; dorsum in life yellowish orange with large irregular shaped black patches; forelimbs and hindlimbs without ornamentation or transverse bars; venter creamy yellow with large yellow-orange patches in the pubic region; nuptial spines moderately small on the dorsal and ventral surface of the thumb; nuptial pads continuous with inner palmar tubercle (SALAS & SINSCH, 1996).



FIGURE 17. *Telmatobius hockingi*. Peru, Department of Ancash, Sihuas. Photo: A.W. Salas.

FIGURA 17. *Telmatobius hockingi*. Perú, Departamento de Ancash, Sihuas. Foto: A.W. Salas.

Remarks: The tadpole of *T. hockingi* is unknown.

Telmatobius ignavus
Barbour & Noble, 1920 (Fig. 18)

Holotype: MCZ 4093.

Type locality: "Within the town limits of Huancabamba, Piura, Peru."

Distribution: Endemic to Peru, Departamento de Cajamarca and Departamento de Piura (RODRÍGUEZ *et al*., 1993), Cordillera de Huancabamba, 1840-3080 m altitude (DUELLMAN & WILD, 1993; WIENS, 1993). Individuals were found by WIENS (1993) under rocks in streams by day or in pools by day or night. The species occurs in Very Humid Montane Forests, Humid Lower Montane Forests, and possibly Dry Lower Montane Forests (WIENS, 1993). Tadpoles have been found in January and February in both rocky and muddy pools and in rocky streams (WIENS, 1993).



FIGURE 18. *Telmatobius ignavus* (KU 181438). Peru, Department of Piura, 25.5 km SW of Huancabamba, 3010 m. Photo: W.E. Duellman (CT 6183).

FIGURA 18. *Telmatobius ignavus* (KU 181438). Perú, Departamento de Piura, 25.5 km SO de Huancabamba, 3010 m. Foto: W.E. Duellman (CT 6183).

Diagnosis: SVL in males to 74.9 mm, in females to 78.9 mm; tympanum present; premaxillary teeth present; skin on dorsum smooth; dorsum dull tan to brown with darker spots; venter tan, gray, or grayish brown; nuptial spines minute, mostly on dorsal and medial surface of thumb; nuptial pad distinct from inner palmar tubercle (WIENS, 1993).

Remarks: The tadpole was described by WIENS (1993) based on an individual (from the series KU 181846) at stage 34.

Telmatobius intermedius Vellard, 1951

Holotype: MHNJP 3752 (formerly Batrac. 238/1).

Type locality: "Allipacca cerca de Puquio, 3300 m., sobre la vertiente Pacífica de los Andes, 14° 40' L. S.", provincia de Lucanas, Departamento de Ayacucho, Peru.

Distribution: Endemic to Peru, Departamento de Ayacucho; known only from the type locality on the western slopes of the Andes in Peru (FROST, 2002).

Diagnosis: SVL up to 45 mm (VELLARD, 1951); tympanum absent, premaxillary teeth present; skin with small, numerous pustules with keratinized tips, covering the entire surface of body in both sexes.

Remarks: VELLARD (1951) based the description of *T. intermedius* on four specimens (two males: 238/1, 238/2, one adult female: 238/3, and one juvenile female: 238/4), and the type description on BATRAC. 238/1. Following LAVILLA (1988), the species description was based on syntypes: "MHNJP 238.1, male; 238.3, female; "the original series includes two more individuals 238.2, male and 238.4, juvenile." MORALES *et al.* (1990) mentioned holotype (MHNJP 3752, formerly Batrac. "238" [338] and three paratypes (MHNJP 3753-3755, formerly Batrac. "238" [338]) with new numeration, indicating that discrepancies between cited numbers of specimens in the species description and numeration of specimens exist. The tadpole of *T. intermedius* is unknown.

Telmatobius jelskii

Peters, 1873 (Fig. 19)

Type series: Two syntypes (adult and larva), presumably lost (FROST, 2002).

Type locality: "Acancocha, [Departamento de Junín], (Peru)".

Distribution: Endemic to Peru, Departamento de Ayacucho, Departamento de Huancavelica, and Departamento de Junín (RODRÍGUEZ *et al*., 1993), 2700-4500 m elevation (VELLARD, 1955; SINSCH, 1990). Semiaquatic species inhabiting river banks and quiet water of streams (SINSCH, 1990).

Diagnosis: SVL in males to 61.9 mm, in females to 71.2 (SINSCH *et al*., 1995); tympanum usually absent; premaxillary teeth present; skin of dorsum glandular or smooth; dorsum in life greyish brown usually with darker blotches; ventrally white; ventral surface of hindlimbs with yellow-orange blotches



FIGURE 19. *Telmatobius jelskii*. Peru, Departament of Junín, Huancayo. Photo: U. Sinsch.

FIGURA 19. *Telmatobius jelskii*. Perú, Departamento de Junín, Huancayo. Foto: U. Sinsch.

(SINSCH, 1990); nuptial spines conical, large, and numerous (VELLARD, 1955); breeding males with spines on chest and throat (VELLARD, 1955).

Remarks: VELLARD (1955) discussed four subspecies *T. j. jelskii*, *T. j. bufo*, *T. j. longitarsis*, *T. j. walkeri*. The subspecies have been rejected by SINSCH *et al*. (1995). For comments on reproduction see SINSCH (1985, 1990). The tadpole of *T. jelskii* was described by VELLARD (1951). Internal oral features of *T. jelskii* tadpoles were described by WASSERSUG & HEYER (1988).

Telmatobius latirostris

Vellard, 1951 (Fig. 20)

Holotype: MHNJP 325.1.

Type locality: "Quebrada en Cutervo, (Provincia Cutervo, Cajamarca), Norte del Perú."

Distribution: Endemic to Peru, Departamento de Cajamarca, known only from the type locality in the Cordillera Occidental, 2620 m altitude. WIENS (1993) collected specimens at night in drainage ditches inside the city of Cutervo. The vegetation in the immediate area consists of remnant cloud forest along streams, in the Very Humid Montane Forest life zone (WIENS, 1993).

Diagnosis: SVL in males to 83.0 mm, in females to 83.6 mm; tympanum absent; premaxillary teeth present; dorsum coarsely granular; dorsum yellow-orange in life, with black spots and reticulations; in preservative venter gray with yellowish-cream blotches on underside of limbs; nuptial spines moderately large, conical; nuptial pad on dorsal surface of thumb and separate from inner palmar tubercle (WIENS, 1993).

Remarks: LAVILLA (1988) mentioned MHNJP 325.1 as type, MHNJP 325.4 as allotype, and two males, six females and three young as paratypes without identification. The holotype is lost according to MORALES *et al*. (1990), but 10 paratypes with new numeration are cited (MHNJP 3729-3738). The lectotype designated by WIENS (1993), MHNSM 3733, is invalid (LAVILLA, 1997). Although announced (WIENS, 1993), the description of the tadpole is not published.



FIGURE 20. *Telmatobius latirostris* (KU 212448). Peru, Department of Cajamarca, Cutervo, 2620 m. Photo: W.E. Duellman (CT 8411).

FIGURA 20. *Telmatobius latirostris* (KU 212448). Perú, Departamento de Cajamarca, Cutervo, 2620 m. Foto: W.E. Duellman (CT 8411).

Telmatobius marmoratus

(Duméril & Bibron, 1841)

Syntypes: MNHNP 4534-36.

Type locality: "Guascon" and "Chili", [Departamento de Puno, Peru].

Distribution: Peru and Bolivia: Lake Titicaca region; Peru: Departamento de Ayacucho, Departamento de Cuzco, Departamento de Puno (RODRÍGUEZ *et al.*, 1993), aquatic species.

Diagnosis: SVL in males to 55.0 mm, in females to 63 mm (PARKER, 1940); tympanum absent; premaxillary teeth present; skin smooth; nuptial excresences with keratinized granulations on chest, dorsum, and limbs.

Remarks: Several subspecies have been recognized: *T. m. marmoratus* (Duméril & Bibron, 1841), *T. m. pustulosus* (Cope, 1877), *T. m. hintoni* Parker, 1940, *T. m. angustipes* (Cope, 1877), *T. m. riparius* Vellard, 1953, *T. m rugosus* Vellard, 1953, *T. m. pseudojelskii* Vellard, 1960, *T. m. microcephalus* Vellard, 1953, *T. m. gigas* Vellard, "1968" 1969, *T. m. verrucosus* Werner, 1899, *T. m. bolivianus* Parker, 1940. For comments on *T. marmoratus* also see VELLARD (1954). DE LA RIVA *et al*. (2000) recognized *T. bolivianus*, *T. verrucosus*, and *T. sanborni* [considered by VELLARD (1960) as a synonym of *T. marmoratus rugosus*)] as distinct, but provided no discussion of evidence (FROST, 2002). KÖHLER (2000) also recognized *T. bolivianus* and *T. verrucosus* as distinct, but provided no discussion of evidence (FROST, 2002). DE LA RIVA (2002) recognized *T. gigas* as distinct. According to DE LA RIVA (2002), *T. marmoratus* is a species complex. RIDEWOOD (1898) described the hyobranchial skeleton of *T. marmoratus*. Brief larval descriptions of *T. m. marmoratus* and *T. m. pustulosus* were done by PARKER (1940). The tadpole of *T. marmoratus* was mentioned by ANDERSSON (1939), by VELLARD (1951, 1970), and CEI (1980). For larval morphology see DIAZ & VALENCIA (1985). Internal oral features of *T. marmoratus* tadpoles were described by WASSERSUG & HEYER (1988).

Telmatobius mayoloi

Salas & Sinsch, 1996 (Figs. 22-23)

Holotype: URP 106.

Type locality: "From the mouth of Rio Santa, 500 m from Lake Conococha, Provincia Recuay, Departamento Ancash, Peru, 4050 m altitude, ca. 77° 17' 50" W 10° 06' 25" S."

Distribution: Endemic to Peru, Departamento de Ancash: Río Santa (Fig. 21) from

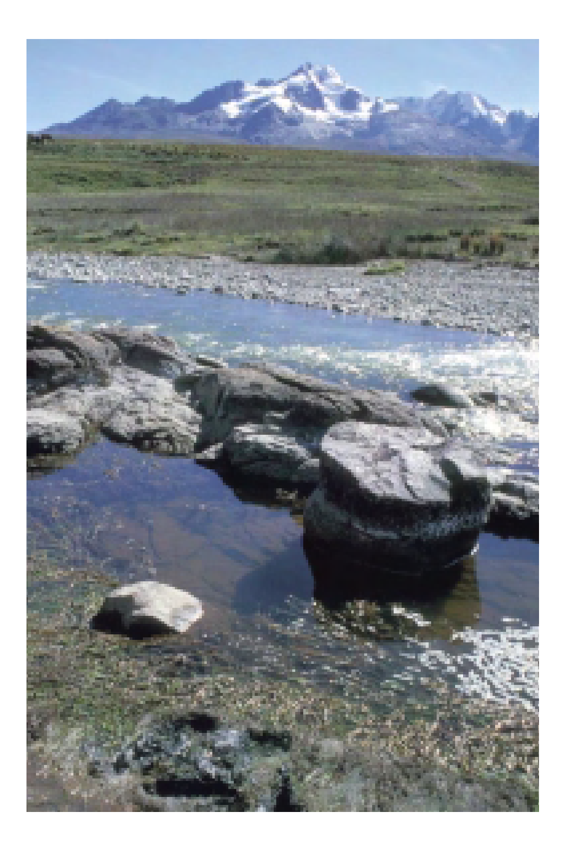


FIGURE 21. Habitat of *Telmatobius mayoloi* showing Río Santa (approx. 3800 m elevation, March 1997). Photo: E. Lehr.

FIGURA 21. Hábitat de *Telmatobius mayoloi*; Río Santa (aprox. 3800 m de altitud, marzo 1997). Foto: E. Lehr.

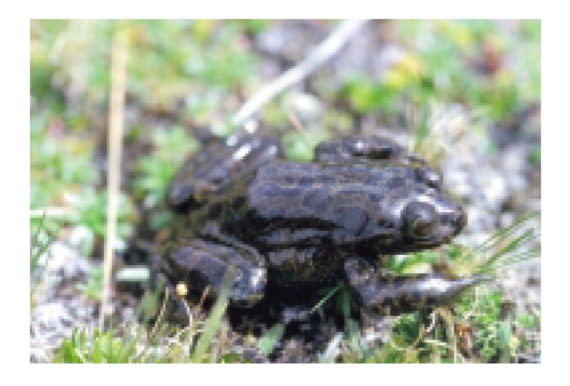


FIGURE 22. *Telmatobius mayoloi* from a river near Catac. Photo: E. Lehr.

FIGURA 22. *Telmatobius mayoloi* de un río cerca de Catac. Foto: E. Lehr.

type locality approximately 30 km northwards and in small rivers flowing into Río Santa, Conococha, Catac, Laguna Aguashcocha, Pachacoto, 3515-4150 m altitude (LEHR, 2002; LEHR *et al*. 2002a). Restricted to puna ecoregion. *Telmatobius mayoloi* (Fig. 22) and tadpoles were found during daytime under stones in rivers, swimming in quiet water, and between emerged plants (SALAS & SINSCH, 1996; LEHR, 2002).



FIGURE 23. Tadpole of *Telmatobius mayoloi* (MHNSM 20550, stage 38, total length 102.1 mm) from Río Santa. Photo: E. Lehr.

FIGURA 23. Larva de *Telmatobius mayoloi* (MHNSM 20550, estadío 38, longitud total 102.1 mm) de Río Santa. Foto: E. Lehr.

Diagnosis: SVL in males to 90.3 mm, in females to 108.1 mm (SMF 80500); tympanum absent; premaxillary teeth present, almost completely embedded in labial mucosa; skin of dorsum smooth; dorsum in life pale brown with orange tone, frequently covered with irregular shaped black blotches which often contain clear spots; forelimbs and hindlimbs with transverse black bars and clear spots as on the dorsum; venter creamy yellow with orange tone and black spots; nuptial spines minute, on dorsal and ventral surface of the thumb (SALAS & SINSCH, 1996).

Remarks: *Telmatobius mayoloi* externally resembles *Batrachophrynus brachydactylus*. The morphometric ratio maximum width of head/SVL is diagnostic for the distinction of *T. mayoloi* from *B. brachydactylus*: *T. mayoloi* > *B. brachydactylus* (SALAS & SINSCH, 1996). Moreover, the presence of embedded premaxillary teeth and nuptial excrescence as well as the rarely occurring granular glands with large granules in the dorsal skin distinguish *T. mayoloi* from *Batrachophrynus* (SALAS & SINSCH, 1996). Following measurements (in mm) of adult female *T. mayoloi* (SMF 80500) were recorded: SVL 108.1, TL 51.1, FL 55.8, HL 42.8, HW 45.0, ED 6.5, IOD 11.3, EW 4.1, IND 5.9, E-N 9.7. A tadpole of *T. mayoloi*, stage 38 had a total length of 102.1 mm (LEHR, 2002) (Fig. 23). The tadpole of *T. mayoloi* will be described by Aguilar and Lehr in the near future.

Telmatobius necopinus
Wiens, 1993 (Fig. 24)

Holotype: KU 212482.

Type locality: “East slope of the Abra Padro de Miguel, 39 km ENE Pomacochas (= Florida) on road to Moyabamba (5° 46’ S, 77° 42’ W), 2050 m, Departamento Amazonas, Peru.”



FIGURE 24. *Telmatobius necopinus* (KU 212482). Peru, Department of Amazonas, E slope Abra Pardo Miguel, 2180 m. Photo: W.E. Duellman (CT 8429).

FIGURA 24. *Telmatobius necopinus* (KU 212482). Perú, Departamento de Amazonas, ladera E de Abra Pardo Miguel, 2180 m. Foto: W.E. Duellman (CT 8429).

Distribution: Endemic to Peru, Departamento de Amazonas: known only from the easternmost ridge of the Cordillera Central, 2050 m altitude. WIENS (1993) found three specimens in a muddy roadside ditch at night and one under a rock adjacent to a stream by day. The type locality is situated in cloud forest (WIENS, 1993).

Diagnosis: SVL in males to 71.4 mm, in females to 72.9 mm; tympanum absent; premaxillary teeth present; skin of dorsum smooth; dorsum in life dull brown, with yellowish-tan flecks in some; venter olive-gray; nuptial spines large, conical; nuptial pad on dorsal surface of thumb and separate from inner palmar tubercle (WIENS, 1993).

Remarks: The tadpole of *T. necopinus* is unknown.

Telmatobius peruvianus

Wiegmann, 1834

Types: Not stated, presumably in ZMB.

Type locality: “Peru”.

Distribution: Peru and Chile, Peru: Departamento de Arequipa (PEFAUR *et al.*, 1978) and Departamento de Tacna.

Diagnosis: SVL up to 50 mm (VELLARD, 1951); tympanum absent, premaxillary teeth present; skin of dorsum rugose, with pustules more marked and numerous in the male; during the nuptial period, male with keratinized spicules on chest, throat, lower jaw, forearms, hind limbs, and occasionally, dorsum.

Remarks: SCHMIDT (1928) restricted the type locality to Cordillera de Guatilla (Chile), near Palca, two days’ journey east of Tacna (Peru) (FROST, 2002). The tadpole of *T. peruvianus* was described by CAPURRO (1950) and redescribed by CEI (1962). For larval morphology see DIAZ & VALENCIA (1985).

Telmatobius punctatus

Vellard, 1955 (Figs. 10, 13, 25-27)

Lectotype: MHNSM 7681 (formerly Batrac. 240), designated by MORALES *et al.* (1990).

Type locality: “Santa María de Valle, Huánuco (2300 m)”, Provincia de Huánuco, Departamento de Huánuco, Peru.

Distribution: Endemic to Peru, Departamento de Huánuco, provincias de Huánuco and Pachitea, 2300-3000 m.

Diagnosis: SVL in males to 56.2 mm (SMF 80488), in females to 64.9 mm (MHNSM 20463); skin of dorsum tubercular without spines; dorsum in life dark brown to olive with netlike yellow blotches or small yellow blotches; venter greyish brown or brown with cream and pale orange blotches; orange coloration on ventral surfaces of arms and legs pale and reduced to blotches; nuptial spines large, conical and few in number, restricted to dorsal and medial surface of thumb; nuptial pad separate from inner palmar tubercle.

Remarks: Formerly described as subspecies of *T. brevirostis* by VELLARD (1955) based on two adult males. The species status

was proposed by LEHR (2002) and excluded it as a subspecies of *T. brevirostris*, based on differences in external morphology and coloration, also see species account for comments on *Telmatobius brevirostris*. The tadpole of *T. punctatus* is unknown. For measurements of selected specimens see Table 1.

Color in life descriptions of three specimens of *T. punctatus* were noted by Lehr on 24 August 1998 as follows: SMF 80487 (Fig. 25), female from Chaglla: dorsally dark brown (119 Sepia) to olive (42 Olive-Gray) with netlike yellow (153 Trogon Yellow) blotches, laterally paler (84) than dorsal coloration and with cream (54 Cream Color) blotches, ventrally greyish brown (84 Medium Neutral Gray) with cream blotches (54) on throat, chest and venter, extremities





FIGURE 26. *Telmatobius punctatus* (SMF 80488, male) in lateral (A) and dorsal (B) view. Photos: E. Lehr.

FIGURA 26. *Telmatobius punctatus* (SMF 80488, macho) en vista lateral (A) y dorsal (B). Fotos: E. Lehr.





FIGURE 25. *Telmatobius punctatus* (SMF 80487, female) in lateral (A) and dorsal (B) view. Photos: E. Lehr.

FIGURA 25. *Telmatobius punctatus* (SMF 80487, hembra) en vista lateral (A) y dorsal (B). Fotos: E. Lehr.

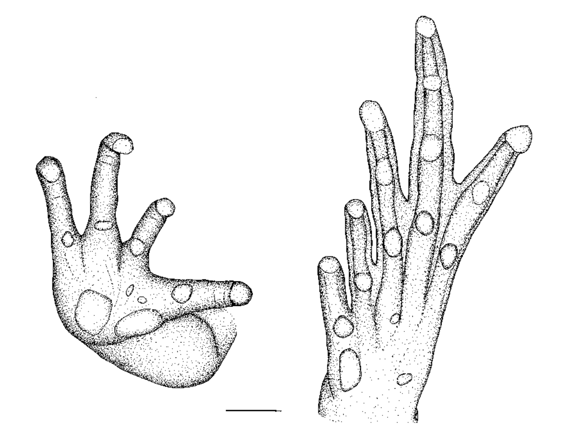


FIGURE 27. Palmar view of hand (left) and plantar view of foot (right) of *Telmatobius punctatus* (SMF 80487, female). Scale = 5 mm.

FIGURA 27. Palma de la mano (izquierda) y planta del pie (derecha) de *Telmatobius punctatus* (SMF 80487, hembra). Escala = 5 mm.

and venter with orange (18 Orange Yellow) blotches; SMF 80488 (Fig. 26), male from Chaglla: colored like SMF 80487, but ventrally with few, pale orange blotches on extremities. MHNSM 20463, female from Chaglla: dorsally dark brown (221 Vandyke Brown) with small yellow (153) blotches, ventrally brown (223 Raw Umber) with few cream (54) blotches ventrolaterally on chest and venter, few pale orange blotches (123c Yellow Ocher) on arm and thighs.





FIGURE 28. *Telmatobius rimac* from Malvas (3000 m elevation) in lateral (A) and ventral (B) view. Photos: E. Lehr.

FIGURA 28. *Telmatobius rimac* de Malvas (3000 m de altitud) en vista lateral (A) y ventral (B). Fotos: E. Lehr.

Telmatobius rimac
Schmidt, 1954 (Fig. 28)

Holotype: UMMZ 55596.

Type locality: "Río Blanco, tributary of the Río Rimac, Peru, at an altitude of about 10 000 feet".

Distribution: Endemic to Peru, Departamento de Lima and Departamento de Ancash, 2000-4000 m altitude in Departamento de Lima (ICOCHEA, 1998) and 2200-3630 m altitude in Departamento de Ancash (LEHR, 2002; LEHR *et al*. 2002a). *Telmatobius rimac* is restricted to the Serranía Esteparia and Puna ecoregions of the western Andes. Specimens were found during daytime under stones near small rivers and drainages. Tadpoles were found during daytime between mid of February and end of March swimming in quiet water and under stones (LEHR, 2002).

Diagnosis: SVL in males to 70.5 mm (SMF 80518), in females to 86.9 mm (SINSCH *et al*., 1995); tympanum absent; premaxillary teeth present; skin of dorsum smooth; dorsum dark brown without markings; venter dark yellowish brown with darker spots; ventral skin with transverse plicae (SCHMIDT, 1954); nuptial spines minute and close-set, on dorsal and lateral surface of thumb; nuptial pad continuous with inner palmar tubercle.

Remarks: VELLARD (1955) described *T. rimac meridionalis* as a subspecies of *T. rimac* Schmidt, 1954. SINSCH *et al*. (1995) rejected the proposal of subspecies for *T. rimac*. The tadpole of *T. rimac* is undescribed.

Telmatobius sanborni
Schmidt, 1954

Holotype: FMNH 40247.

Type locality: "Limbani, Puno, Peru, about 13 000 feet altitude".

Distribution: Peru: Departamento de Puno, for locality records in Bolivia see DE LA RIVA (2005).

Diagnosis: SVL in males to 65.0 mm, in females to 48.0 mm; tympanum absent; premaxillary teeth present; skin of dorsum strongly tuberculate; in preservative dark gray above, lighter beneath; large nuptial spines on thumb, which measure about 0.66 mm in diameter at the base; scattered spines on arms and breast (SCHMIDT, 1954).

Remarks: Description of type of *T. sanborni* started with "Habitus of typical *Telmatobius marmoratus*; …" (SCHMIDT, 1954). In "comparisons" SCHMIDT (1954) mentioned *T. sanborni* "most naturally to be compared with *T. marmoratus*, it appears to be much more distinct from *m. marmoratus* of the Lake Titicaca region than are *m. pustulosus* of Cuzco or *m. hintoni* of Bolivia". *Telmatobius sanborni* was synonymized with *T. marmoratus rugosus* Vellard, 1953 by VELLARD (1960). DE LA RIVA *et al*. (2000) recognized *T. sanborni* as distinct, but provided no discussion of evidence (FROST, 2002). Species validity has been proven for *T. sanborni* by DE LA RIVA (2005).

Telmatobius thompsoni Wiens, 1993

Holotype: UF 39734.

Type locality: "Collected 13 km ESE Yamobamba, 18 km SE Agallpampa on road from Otuzco to Huamachuco (7° 59' S, 78° 36' W), Departamento La Libertad, Peru, 3290 m."

Distribution: Endemic to Peru, only known from the type locality in the Cordillera Occidental, Departamento de La Libertad (WIENS, 1993). "The type series was collected in a densely vegetated roadside marsh in an open pasture. The marsh was fed by a brook draining into Río Moche, and was in the Very Humid Subalpine Páramo life zone. The frogs were active and abundant in pools and running water by day (13:30 h), and were found simultaneously with *Telmatobius degener*" (WIENS, 1993).

Diagnosis: SVL in males to 68.9 mm, in females to 77.3 mm; tympanum absent; premaxillary teeth present; skin of dorsum smooth; in preservative dorsum dull brown to gray with fine speckling of small dark spots; venter dull yellow with small, dull gray or brown spots; nuptial spines small, distinctly conical, on dorsal and ventral surface of thumb; nuptial pad continuous with inner palmar tubercle (WIENS, 1993).

Remarks: The color in life of *T. thompsoni* is unknown (WIENS, 1993). The tadpole of *T. thompsoni* is unknown.

Telmatobius truebae
Wiens, 1993 (Fig. 29)

Holotype: KU 181528.

Type locality: "Pomacochas (= Florida; 5° 49' S, 77° 55' W), 2180 m, Departamento Amazonas, Peru."

Distribution: Endemic to Peru, Departamento de Amazonas: known from several localities in the Cordillera Oriental at elevations from 2150-3470 m (WIENS, 1993). Specimens were found under rocks in or along streams by day and in drainage ditches by night, and tadpoles were found in pools in streams in late January and early March (WIENS, 1993). The species occurs in Humid Lower Montane Forest, Very Humid Montane Forest, and Very Humid Subalpine Páramo (WIENS, 1993). Near the Abra Barro Negro, *T. truebae* was collected with *T. atahualpai* (WIENS, 1993).

Diagnosis: SVL in males to 68.9 mm, in females to 68.9 mm; tympanum absent; premaxillary teeth present; dorsum usually with warts; dorsum in life dull brown, gray or olive-green with or without darker spots; venter gray, usually with yellow to lavender mottling on underside of limbs; nuptial spines large, conical, on dorsal surface of thumb;



FIGURE 29. *Telmatobius truebae* (KU 212465). Peru, Department of San Martín, Pomacochas, 2150 m. Photo: W.E. Duellman (CT 8426).

FIGURA 29. *Telmatobius truebae* (KU 212465). Perú, Departamento de San Martín, Pomacochas, 2150 m. Foto: W.E. Duellman (CT 8426).

nuptial pad separate from inner palmar tubercle (WIENS, 1993).

Remarks: The tadpole of *T. truebae* was described by WIENS (1993) based on one individual (series KU 181855) at stage 35.

Acknowledgements

For helpful comments on the manuscript I thank C. Aguilar, I. De la Riva, R. Heyer, E.O. Lavilla, and U. Sinsch. For photographs I thank W.E. Duellman, F. Höhler, M. Lundberg, A.W. Salas, U. Sinsch, and N. Wilbert. For loan of specimens I thank J.H. Córdova, and G. Köhler. I am grateful to E.O. Lavilla for using his "Bibliografía comentada sobre el género *Telmatobius*". For translating the abstract into Spanish I thank C. Aguilar.

REFERENCES

ANDERSSON, L.G. (1939): Batrachians from Burma collected by Dr. R. Malaise, and from Bolivia and Ecuador collected by Dr. C. Hammarlund. *Arkiv för Zoologi*, 30A: 1-24.

BARBOUR, T. & NOBLE, G.K. (1920): Some amphibians of northwestern Peru, with a revision of the genera *Phyllobates* and *Telmatobius*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, LXIII: 395-427.

BENAVIDES, E., ORTIZ, J.C. & SITES, J.R. (2002): Species boundaries among the *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) of the Lake Titicaca basin: allozyme and morphological evidence. *Herpetologica*, 58: 31-35.

CANNATELLA, D.C. (1985): The systematic status of *Syrrhopus juninensis* Shreve (Anura: Leptodactylidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 98: 774-777.

CAPURRO, L.F. (1950): Batracios de Tarapacá. *Investigaciones Zoológicas Chilenas*, 1: 9-12.

CEI, J.M. (1962): *Batracios de Chile*. Ed. Universitaria, Santiago.

CEI, J.M. (1980): Amphibians of Argentina. *Monitore Zoologico Italiano (Nuova Serie), Monografía*, 2: 1-609.

CEI, J.M. (1986): Speciation and adaptive radiation in the Andean *Telmatobius* frogs. Pp. 374-386, *in*: Vulleumier, F. & Monasterio, M. (eds.), *High Altitude Tropical Geography*. Oxford University Press, New York.

CORDOVA, J.H. & DESCACILLEAUX, J. (1987): Descripción del cariotipo de *Telmatobius arequipensis* (Anura: Leptodactylidae) y relaciones citogenéticas con otras especies del género. *Revista Latinoamericana de Genética*, 1: 44-53.

DE LA RIVA, I. (2002): Rediscovery and taxonomic status of *Telmatobius marmoratus gigas* Vellard, 1969 "1968" (Anura: Leptodactylidae). *Herpetologica*, 58: 220-228.

DE LA RIVA, I. (2005): Bolivian frogs of the genus *Telmatobius*: synopsis, taxonomic

comments, and description of a new species. Pp. 65-101, *in*: this volume.

DE LA RIVA, I., KÖHLER, J., LÖTTERS S. & REICHLE, S. (2000): Ten years of research on Bolivian amphibians: updated check-list, distribution, taxonomic problems, literature and iconography. *Revista Española de Herpetología*, 14: 19-164.

DIAZ, N.F. & VALENCIA, J. (1985): Larval morphology and phenetic relationships of the Chilean *Alsodes*, *Telmatobius*, *Caudiverbera* and *Insuetophrynus* (Anura: Leptodactylidae). *Copeia*, 1985: 175-181.

DUELLMAN, W.E. & WILD, E.R. (1993): Anuran amphibians from the Cordillera de Huancabamba, northern Peru: systematics, ecology, and biogeography. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, The University of Kansas*, 157: 1-53.

FROST, D.R. (1985): *Amphibian Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference.* Allen Press and Association of Systematics Collections, Lawrence, Kansas, USA.

FROST, D.R. (2002): *Amphibian Species of the World: An Online Reference (Vers. 2.21).* American Museum of Natural History. New York, USA. <http:// research.amnh.org/ herpetology/amphibia/index.html>

GOSNER, K.L. (1960): A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16: 183-190.

ICOCHEA, J. (1998): Lista roja preliminar de los anfibios y reptiles amenazados del Departamento de Lima. Pp. 217-229, *in*: Cano, A. & Young, K.R. (eds.), *Los Pantanos de Villa. Biología y Conservación*. Serie de Divulgación 11, Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Perú.

KÖHLER, J. (2000): Amphibian diversity in Bolivia: a study with special reference to montane forest regions. *Bonner Zoologische Monographien*, 48: 1-244.

LAURENT, R.F. (1983): Heterogenidad del género *Batrachophrynus* Peters (Leptodactylidae). *Acta Zoologica Lilloana*, XXXVII: 107-113.

LAVILLA, E.O. (1988): *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae): the name-bearing types of five Vellard´s taxa. *Alytes*, 7: 6-18.

LAVILLA, E.O. (1997): Notas nomenclatoriales sobre el género *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae). *Cuadernos de Herpetología*, 11: 75-80.

LAVILLA, E.O. (2001): Amenazas, declinaciones poblacionales y extinciones en anfibios argentinos. *Cuadernos de Herpetología*, 15: 59-82.

LEHR, E. (2000): Zur Nutzung einiger Amphibien- und Reptilienarten in Peru. *Reptilia*, 5: 40-46.

LEHR, E. (2002): *Amphibien und Reptilien in Peru. Die Herpetofauna entlang des 10. Breitengrades von Peru: Arterfassung, Taxonomie, ökologische Bemerkungen und biogeographische Beziehungen.* Natur und Tier Verlag (NTV Wissenschaft), Münster.

LEHR, E. & FUENTES, E. (2000): *Telmatobius carrillae* (Ancash water frog). *Herpetological Review*, 31: 183.

LEHR, E., KÖHLER, G. & STREIT, B. (2002a): Die Herpetofauna von Mittelperu entlang eines Transektes von der pazifischen Küste bis in die Hochanden (Amphibia et Reptilia). *Faunistisch Abhandlungen Staatliches Museum für Tierkunde Dresden*, 22: 361-392.

LEHR, E., RODRÍGUEZ, D. & CÓRDOVA, J.H. (2002b): A new species of *Phrynopus* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) from the Cordillera de Carpish (Departamento de Huánuco, Peru). *Zoologische Abhandlungen*, 52: 65-70.

LEVITON, A.E., GIBBS, R.H., JR., HEAL, E. & DAWSON, C.E. (1985): Standards in her-

petology and ichthyology. Part I. Standard symbolic codes for institutional resource collections in herpetology and ichthyology. *Copeia*, 1985: 802-821.

LYNCH, J.D. (1971): Evolutionary relationships, osteology and zoogeography of leptodactylid frogs. *The University of Kansas Museum of Natural History, Miscelaneous Publications*, 53: 218 pp.

LYNCH, J.D. (1978): A re-assesment of the telmatobiinae leptodactylid frog genus *Phrynopus*. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, The University of Kansas*, 72: 1-57.

MORALES, V.R. (1988): Una nueva especie de *Telmatobius* (Anura, Leptodactylidae), de Ancash, Perú. *Revista Brasileira de Zoología*, 5: 603-608.

MORALES, V.R., CARRILLO, N. & ORTEGA, H. (1990): El material tipo de peces, anfibios y reptiles en el Museo de Historia Natural de la Universidad Mayor de San Marcos. *Publicaciones del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (A)*, 33: 1-7.

PARKER, H.W. (1940): Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937 under the leadership of Mr. H. Cary Gilson, M. A. XII. Amphibia. *Transactions of the Linnean Society of London*, 3: 203-216.

PARKER, W.K. (1881, "1882"): On the structure and development of the skull in the Batrachia. Part. III. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 171: 1-263.

PEFAUR, J., NUNEL, E. LOPEZ, E. & DAVILA, J. (1978): Distribución y clasificación de los anfibios del Departamento Arequipa. *Bulletin de l'Institut Français d'Études Andines*, VII: 119-127.

PETERS, W. (1873): Über neue oder wenig bekannte Gattungen und Arten von Batrachiern. *Monatsbericht der königlich preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 1873: 411-418.

RIDEWOOD, W.G. (1898): On the larval hyobranchial skeleton of the Anourous Batrachians with special references to the axial parts. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology*, 26: 474-487.

RODRÍGUEZ, L.O., CÓRDOVA, J.H. & ICOCHEA, J. (1993): Lista preliminar de los anfibios del Peru. *Publicaciones del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (A)*, 45: 1-22.

SALAS, A.W. & SINSCH, U. (1996): Two new *Telmatobius* species (Leptodactylidae, Telmatobiinae) of Ancash, Peru. *Alytes*, 14: 1-26.

SCHMIDT, K.P. (1928): The chilean frogs of the genus *Telmatobius*. *Revista Chilena de Historia Natural*, 32: 98-105.

SCHMIDT, K.P. (1954): Notes on the frogs of the genus *Telmatobius* with descriptions of two new species. *Fieldiana Zoology*, 34: 277-287.

SINSCH, U. (1985): Die Reproduktionsbiologie eines bachbewohnenden Frosches, *Telmatobius jelskii*, in einem Andenhochtal Zentralperus. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, Wien*, 1985: 265.

SINSCH, U. (1986): Anfibios de la sierra central del Perú. Una clave de identificación para adultos y larvas. *Boletín de Lima*, 45: 23-32.

SINSCH, U. (1990): Froschlurche (Anura) der zentral-peruanischen Anden: Artdiagnose, Taxonomie, Habitate, Verhaltensökologie. *Salamandra*, 26: 177-214.

SINSCH, U. & JURASKE, N. (1995): Reassessment of central Peruvian telmatobiinae (genera *Batrachophrynus* and *Telmatobius*). II. Allozymes and phylogenetic relationships. *Alytes*, 13: 52-66.

SINSCH, U., SALAS, A.W. & CANALES, V. (1995): Reassessment of central Peruvian telmatobiinae (genera *Batrachophrynus* and *Telmatobius*). I. Morphometry and classification. *Alytes*, 13: 14-44.

SINSCH, U., HEIN, K. & GLUMP, B. (2005): Reassessment of central Peruvian Telmatobiinae (genera *Batrachophrynus* and *Telmatobius*): osteology, palmar morphology and skin histology. Pp. 239-260, *in*: this volume.

SMITHE, F.B. (1975): *Naturalist's Color Guide. Part I. Color Guide. 86 color swatches.* The American Museum of Natural History, New York.

SMITHE, F.B. (1981): *Naturalist's Color Guide. Part II. Color Guide Supplement. 96 color swatches.* The American Museum of Natural History, New York.

TRUEB, L. (1979): Leptodactylid frogs of the genus *Telmatobius* in Ecuador with the description of a new species. *Copeia*, 4: 714-733.

VELLARD, J. (1946): El género *Telmatobius* en la República Argentina. *Acta Zoologica Lilloana*, 3: 313-326.

VELLARD, J. (1951): Estudios sobre batracios andinos. I. El grupo *Telmatobius* y formas afines. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"*, 1: 1-89.

VELLARD, J. (1953): Estudios sobre batracios andinos. II. El grupo *marmoratus* y formas afines. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"*, 1: 3-89.

VELLARD, J. (1954): Études sur le lac Titicaca. V. Les *Telmatobius* du haut plateau interandin. *Travaux de l'Institut Français d'Études Andines*, 4: 1-57.

VELLARD, J. (1955): Estudios sobre batracios andinos. III. Los *Telmatobius* del grupo *jelskii*. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"*, 4: 1-28.

VELLARD, J. (1960): Estudios sobre batracios andinos. VI. Notas complementarios sobre *Telmatobius*. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"*, 10: 1-28.

VELLARD, J. (1970): Contribución al estudio de los batracios andinos. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Zoología*, 10: 1-25.

VELLARD, J. (1992): Associated animal communities. The Amphibia. Pp. 449-457, *in*: Dejoux, C. & Iltis, A. (eds.), *Lake Titicaca. A synthesis of Limnological Knowledge.* Monographiae Biologicae 68, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

WASSERSUG, R.J. & HEYER, W.R. (1988): A survey of internal oral features of leptodactyloid larvae (Amphibia: Anura). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 457: 1-99.

WIEGMANN, A.F.A. (1834): Beiträge zur Zoologie gesammelt auf einer Reise um die Erde, von Dr. F.J.F. Meyen, M.d.A.d.N. Siebente Abhandlung. Amphibien. *Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Germinicae Naturae Curiosorum*, 17: 185-268.

WIENS, J.J. (1993): Systematics of the leptodactylid frog genus *Telmatobius* in the Andes of northern Peru. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, The University of Kansas*, 162: 1-76.

Monogr. Herpetol. (2005) 7:65-101

Bolivian frogs of the genus *Telmatobius*: synopsis, taxonomic comments, and description of a new species

IGNACIO DE LA RIVA

Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC,
José Gutiérrez Abascal, 2, 28006 Madrid, Spain
(e-mail: iriva@mncn.csic.es)

Abstract: A synopsis of the *Telmatobius* frogs of Bolivia is presented, including taxonomic comments. At least 14 species occur in this country, 10 of which are endemic. *Telmatobius ifornoi* is placed in the synonymy of *T. bolivianus*, which is formally elevated to species status. *Telmatobius jahuira* is placed in the synonymy of *T. verrucosus*. *Telmatobius hintoni*, a former subspecies of *T. marmoratus,* is elevated to species category. *Batrachophrynus brevipalmatus* Müller is placed in the synonymy of *Telmatobius marmoratus. Telmatobius sanborni* is resurrected from the synonymy of *T. marmoratus,* and reported for the first time in Bolivia. A new species of *Telmatobius* from the Yungas de Cochabamba and La Paz is described. It has a highly modified tadpole, a feature shared with *T. sanborni* and *T. verrucosus.* An additional, undescribed species occurs in the Cordillera de Apolobamba.* A considerable amount of research must still be done on the diversity, life history, tadpoles, ecology, and conservation of Bolivian *Telmatobius.*
Key words: Amphibia, Bolivia, distribution, taxonomy, *Telmatobius.*

Resumen: Ranas bolivianas del género *Telmatobius*: sinopsis, comentarios taxonómicos y descripción de una nueva especie. – Se presenta una sinopsis del género *Telmatobius* en Bolivia, con comentarios taxonómicos. Se reconocen 14 especies en el país, 10 de ellas endémicas. *Telmatobius ifornoi* es un sinónimo posterior de *T. bolivianus,* la cual es formalmente elevada a categoría específica. *Telmatobius jahuira* es un sinónimo posterior de *T. verrucosus. Telmatobius hintoni,* previamente una subespecie de *T. marmoratus,* es también elevada a categoría específica. *Batrachophrynus brevipalmatus* Müller se pone en la sinonimia de *Telmatobius marmoratus. Telmatobius sanborni* se saca de la sinonimia de *T. marmoratus* y se cita por primera vez para el país. Se describe una especie nueva de *Telmatobius* de los bosques nublados de Cochabamba y La Paz, la cual comparte con *T. sanborni* y *T. verrucosus* el poseer una larva altamente modificada. Una nueva especie aún sin nominar existe en la Cordillera de Apolobamba.* Todavía queda mucha investigación por hacer sobre aspectos tales como diversidad, historia natural, larvas, ecología y conservación de los *Telmatobius* de Bolivia.
Palabras clave: Amphibia, Bolivia, distribución, taxonomía, *Telmatobius*

INTRODUCTION

The mostly aquatic, Andean frogs of the genus *Telmatobius* represent a characteristic component of the anuran communities in the Andean valleys and the puna (highlands) communities from Ecuador to Northern Chile and Argentina. Bolivia possesses an interesting *Telmatobius* fauna that has been at the center of considerable attention in the last years. Several new species have been described recently, while the taxonomic status of others remains doubtful (see DE LA RIVA,

* While this paper was in press, the description of the species herein reported as *Telmatobius* sp. was published; the new species is named *T. timens* De la Riva, Aparicio and Ríos (see account of *Telmatobius* sp. in p. 89 and reference in page 95).

1994a, b, 2002; LAVILLA & ERGUETA, 1995a, b, 1999; KÖHLER, 2000; DE LA RIVA *et al.*, 2000; DE LA RIVA & HARVEY, 2003). In Bolivia, frogs of the genus *Telmatobius* occur in three different kinds of habitats: the highlands (puna and altiplano), the temperate inter-andean valleys, and the wet subparamo and cloud forest formations (Figs. 1A-F). Overall, the altitudinal range of the genus is between approximately 1000-4500 m. In the highlands, all species are exclusively aquatic, and live in both lentic and lotic environments. The large frogs of Lake Titicaca, *T. culeus*, are morphologically and physiologically adapted to their particular lifestyle at the bottom of the lake. The riverine species of the highlands (which can also be found in small lakes and peat bogs known as "bofedales") have been included in the perplexing *T. marmoratus* complex, the taxonomy of which is in a state of chaos. *T. simonsi*, which might actually be a species complex, occurs in streams of temperate or dry valleys; certain populations of *T. simonsi* inhabit cloud forests as well (DE LA RIVA & HARVEY, 2003). The cloud forests and vegetation formations that mark the transition to the subparamo (locally known as "yungas" and "ceja de montaña", respectively) possess a distinctive array of *Telmatobius* species, some of which have only been described recently (see DE LA RIVA, 1994a, b; DE LA RIVA & HARVEY, 2003). In these ecosystems there are completely aquatic species, and others that are partially terrestrial.

Until now, the taxonomy of most Bolivian *Telmatobius* has remained chaotic at best, and the phylogenetic relationships between them, completely unknown. However, after years of amassing a large collection of specimens and data, a clearer picture is emerging regarding the distribution, diversity, ecology, and evolution of this complicated genus in Bolivia. A thorough morphometric study to assess the morphological differences between the putative species has yet to be done. However, the morphological study of *Telmatobius* is not very useful in distinguishing one species from another due to the following: 1) the high intra-specific variation within a general inter-specific uniformity and 2) the absence of diagnostic characters. This is especially true in the case of osteological characters, which one might expect to have more fixed states (see SINSCH *et al.*, 2005). In fact, almost every character traditionally used for distinguishing anuran species shows intra-specific variation in *Telmatobius.* Therefore, molecular studies are a much more valuable tool to study *Telmatobius* systematics. A study in progress of mtDNA sequences provides a sound hypothesis regarding the phylogeny of the Bolivian *Telmatobius* (G. Parra, M. García-París & I. De la Riva, unpublished data). The phylogenetic relationships of these forms are a topic that will not be discussed thoroughly herein, but the alpha-taxonomic scenario derived from the above-mentioned study constitutes the basis of the species accounts that follow.

The goals of this article are to: (1) summarize current knowledge of the genus *Telmatobius* in Bolivia in light of recent studies; (2) provide the available data or sources of data on the biology, larvae, and distribution of all the species considered; (3) clarify the taxonomy of several species; (4) describe a new species and diagnose another undescribed form; (5) comment on future research, threats, and conservation of *Telmatobius* in Bolivia; (6) give a key for the species of *Telmatobius* in Bolivia; and (7) provide a list of localities where *Telmatobius* frogs have been found in that country.



FIGURE 1. Examples of some habitats of *Telmatobius* in Bolivia. (A) Small lakes in the Andean highlands (old road Cochabamba-Villa Tunari). (B) "Bofedales" in the puna and altiplano (Sajama National Park). (C) Fast flowing stream in the subparamo-cloud forest transitional zone (Pelechuco River). (D) Temperate valley (Quirusillas River valley). (E) River in the altiplano (Achacachi). (F) Cloud forest (La Siberia).

FIGURA 1. Ejemplos de algunos hábitats de *Telmatobius* en Bolivia. (A) Lagunas altoandinas (vieja carretera Cochabamba-Villa Tunari). (B) Bofedales en la puna y el altiplano (Parque Nacional Sajama). (C) Corrientes rápidas en la zona de transición subpáramo-bosque nublado (río Pelechuco). (D) Valle templado (valle del río Quirusillas). (E) Río en el Altiplano (Achacachi). (F) Bosque nublado (La Siberia).

MATERIALS AND METHODS

Over the years, specimens were collected in the field, photographed alive, fixed in 10% formalin and preserved in 70% ethanol. Tadpoles were preserved in 10% formalin. Liver and muscle tissue was preserved in both liquid nitrogen and absolute ethanol for molecular studies. In the following species accounts, type localities are not necessarily given in their original form, but, when possible, in an expanded form, that provides additional information such as department, province, coordinates, and altitude. With each species entry, the original name and only the most significant nomenclatural changes that specifically apply to Bolivian populations are given. Measurements were taken with dial calipers to the nearest 0.1 mm. Coordinates were obtained by means of a Garmin® 12XL Global Positioning System. In addition to the specimens collected in the field over many years of study, specimens from the following institutions were examined: American Museum of Natural History, New York (AMNH), Colección Boliviana de Fauna, La Paz (CBF), Estación Biológica de Doñana, Sevilla (EBD), Field Museum of Natural History, Chicago (FMNH), Fundación Miguel Lillo, Tucumán (FML), Museo de Historia Natural de la Universidad Mayor de San Marcos, Lima (MHNSM; formerly, Museo de Historia Natural "Javier Prado", MJP), Museo de Historia Natural "Noel Kempff Mercado", Santa Cruz (MNK), Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid (MNCN), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo (MZUSP), Natural History Museum, London (BM), Natural History Museum, the University of Kansas, Lawrence (KU), Naturhistorische Museum in Wien, Wien (NMW), United States National Museum of Natural History, Washington (USNM), University of Texas at Arlington, Arlington (UTA), and Zoologisches Forchungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK).

SPECIES ACCOUNTS

Telmatobius bolivianus
Parker (Fig. 2A)

Telmatobius bolivianus Parker (1940: 213).

Telmatobius verrucosus Werner: VELLARD (1951: 76).

Telmatobius marmoratus bolivianus: VELLARD (1970: 13).

Telmatobius ifornoi Lavilla & Ergueta (1999: 56), new synonymy.

Telmatobius bolivianus: DE LA RIVA *et al.* (2000: 49).

Type locality: Chaco, on the Unduavi river, 25 km NW of Puente de la Vía, Provincia Sud Yungas, Department of La Paz, Bolivia, 16º 20' 57" S, 67º 49' 10" W, ca. 2000 m.

Diagnosis: (1) Snout-vent length of males to 63.5 mm, females to 52.7 mm; (2) head in lateral profile moderately high, with rounded snout; (3) snout rounded in dorsal view; (4) lips not flared; (5) postcommisural gland present, from moderate to large; (6) tympanum not visible; a strong supratympanic fold; (7) forelimb of male robust, with a protruding humeral spine; (8) nuptial spicules small, closely arranged; nuptial pad on dorsal surface of thumb and separated from inner palmar tubercle; (9) foot fully webbed, the web extending as a ridge to the tip of the fourth toe; plantar surface smooth; (10) tarsal fold present, strong; (11) dorsal skin mostly smooth; (12) dorsum variable, brown or greenish-brown, with or without a pattern of irregular dark blotches; (13) venter and throat uniformly gray, ventral surfaces of limbs orange; (14) iris greenish-

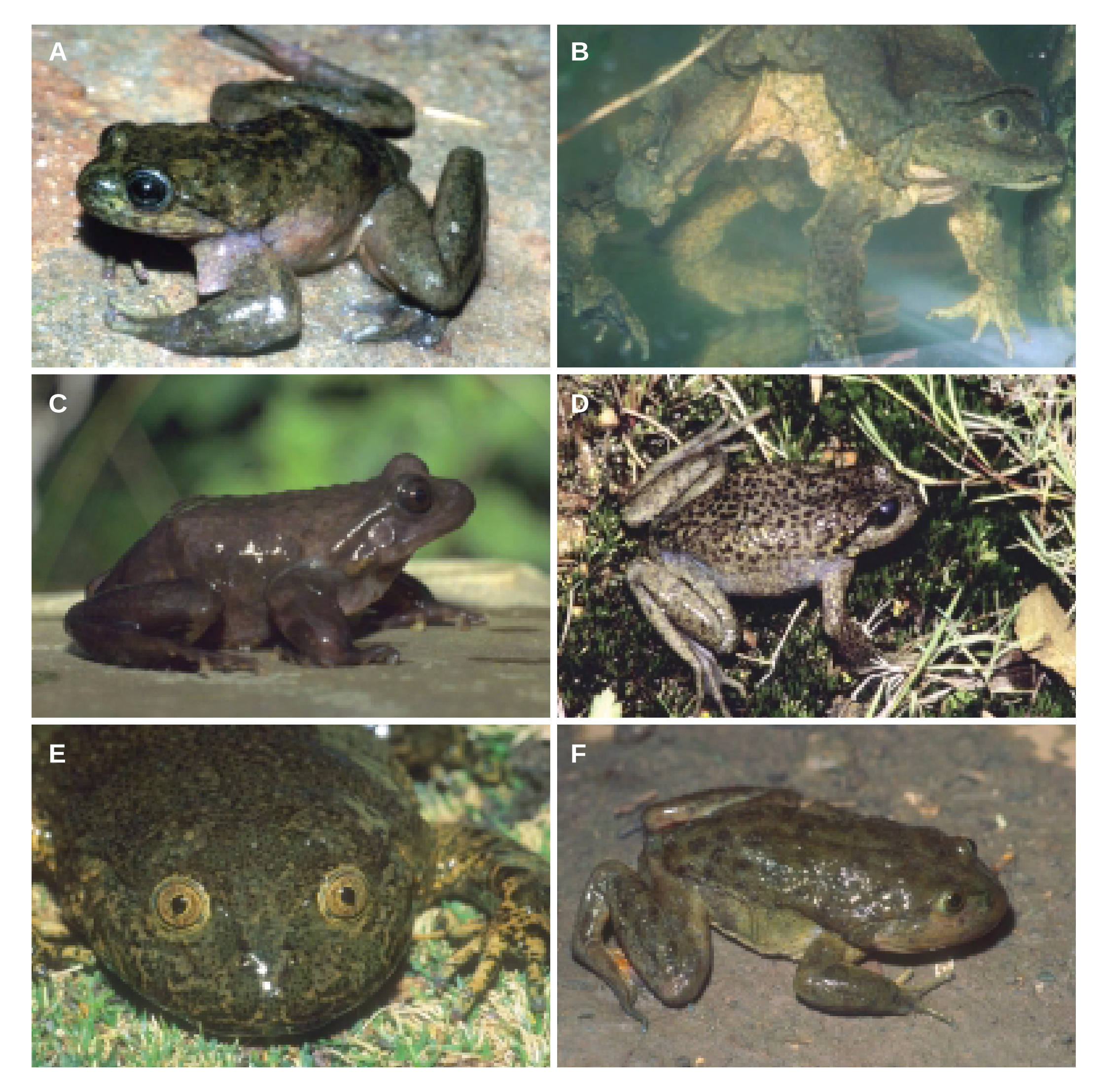


FIGURE 2. (A) *Telmatobius bolivianus,* adult male from Unduavi; note the protruding humeral spine. (B) *Telmatobius culeus,* captive specimen from Huatajata. (C) *Telmatobius edaphonastes,* adult male from La Siberia. (D) *Telmatobius espadai* sp. nov., adult female from río Apaza. (E) *Telmatobius gigas,* adult female from Huayllamarca. (F) *Telmatobius hintoni,* adult female from Corani.

FIGURA 2. (A) *Telmatobius bolivianus,* macho adulto de Unduavi; nótese la espina humeral sobresaliente. (B) *Telmatobius culeus*, ejemplar en cautividad de Huatajata. (C) *Telmatobius edaphonastes,* macho adulto de La Siberia. (D) *Telmatobius espadai* sp. nov., hembra adulta de Río Apaza. E) *Telmatobius gigas,* hembra adulta de Huayllamarca. (F) *Telmatobius hintoni,* hembra adulta de Corani.

brown with black flecks.

Biology, tadpole: Nothing is known about the biology of this species. LAVILLA & DE LA RIVA (1993) described the purported tadpole of *T. bolivianus,* but its identification was tentative and later proved to be erroneous (see account on *Telmatobius espadai* sp. nov. below).

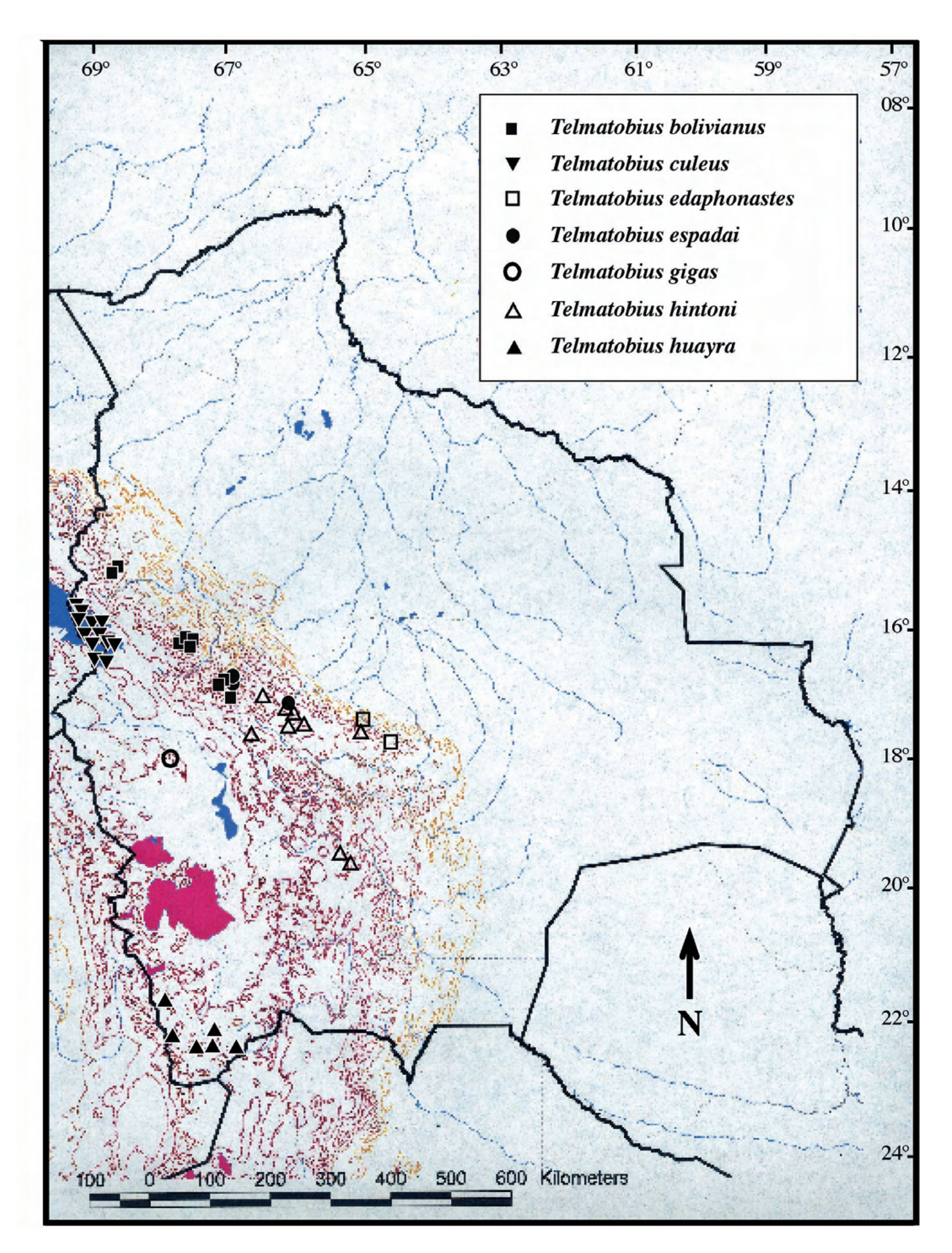


FIGURE 3. Map of Bolivia showing the distribution of *Telmatobius bolivianus, T. culeus, T. edaphonastes, T. espadai, T. gigas, T. hintoni,* and *T. huayra.* Lakes are in blue color and salt flats in pink.

FIGURA 3. Mapa de Bolivia mostrando la distribución de *Telmatobius bolivianus, T. culeus, T. edaphonastes, T. espadai, T. gigas, T. hintoni* y *T. huayra.* Los lagos están en color azul y los salares en rosa.

Ecology and distribution: This endemic species lives in cloud forests and in “ceja de montaña”, where it inhabits small streams, rivulets, rivers, road ditches, etc. It is mostly an aquatic species. Adults and juveniles are found under stones in the water by day, and become active at night. *Telmatobius bolivianus* is the most abundant forest *Telmatobius* of Bolivia, especially at some localities such as Choquetanga and Chaco. Furthermore, it has the broadest distribution of any Bolivian forest *Telmatobius*, encompassing almost the entire eastern Cordillera in the Department of La Paz (cordilleras of Apolobamba, Real, and Quimsa Cruz), from the Quime valley in the Provincia Inquisivi to the Charazani valley in the Provincia Saavedra (an airline distance of approximately 260 km), with an altitudinal range from approximately 2000 to 3100 m (Fig. 3). It is interesting that it is the only species of *Telmatobius* present on both sides of the dry, deep Valle de La Paz, which for many species constitutes an insurmountable barrier.

Remarks: DE LA RIVA *et al*. (2000) considered *T. bolivianus* to be a valid species, but a formal resurrection from the synonymy of *T. marmoratus* was not done. As shown in the diagnosis of the two species presented herein, these forms are clearly distinguishable by several consistent characters.

LAVILLA & ERGUETA (1999) described *T. ifornoi* based on two adult males collected at Chuspipata, a locality at 3050 m in the cloud forests of the Yungas de La Paz. The most relevant feature of the new species was the presence of a large humeral spine. The presence of a humeral spine is not mentioned in any original description of *Telmatobius* except in *T. yuracare,* which inhabits cloud forests in the departments of Santa Cruz and Cochabamba, but not in La Paz. Other *Telmatobius* taxa described from the area of the type locality of *T. ifornoi* were *T. bolivianus, T. jahuira,* and *T. verrucosus* (*T. marmoratus* occurs at higher elevations in the area, above the tree line). I examined the type material of the above-mentioned species and concluded that *T. ifornoi* is a junior synonym of *T. bolivianus.* The male holotype (BM 1940.4.3-83) of *T. bolivianus* has its forelimbs folded against the chest in a way that makes it difficult to examine the internal surfaces of the arm. However, when closely examined, a protruding humeral spine is clearly seen. Additionally, all other morphological traits of *T. bolivianus* coincide with those of *T. ifornoi.* Initially, it sounds surprising that PARKER (1940) failed to detect the most relevant feature of the species he was describing; however, the difficulty to observe that feature in the holotype (the only adult male in the type series), together with the fact that this character was unknown in *Telmatobius* at the time of the description of *T. bolivianus,* makes his mistake explainable. On the other hand, VELLARD’s (1970) accurate redescription of *T. bolivianus* (as *T. marmoratus bolivianus)* was based on an adult female and two juveniles; thus, information on the male’s humeral spine was again lacking. Understandably, the incomplete descriptions of *T. bolivianus* of VELLARD (1970) and PARKER (1940) led LAVILLA & ERGUETA (1999) to describe the Chuspipata specimens as new.

Telmatobius culeus

(Garman) (Fig. 2B)

Cyclorhamphus culeus Garman (1875: 276).

Telmatobius culeus: BARBOUR & NOBLE (1920: 416).

Telmatobius escomeli Angel: VELLARD (1953: 36).

Telmatobius albiventris Parker: VELLARD (1992: 412).

Telmatobius crawfordi Parker: VELLARD (1992: 412).

Type locality: Not defined in the original description ["Lago Titicaca, off Achacache (= Achacachi)" (La Paz, Bolivia) (Frost, 1985); "Proximidades de Isla del Sol" (La Paz, Bolivia) (Vellard, 1953), Departamento La Paz, Bolivia, ca. 3810 m].

Diagnosis: (1) Snout-vent length of males to 120 mm, females to 138 mm; (2) head in lateral profile depressed, with pointed snout; (3) snout subacuminate in dorsal view; (4) lips flared; (5) postcommisural gland present or absent; (6) tympanum not visible; a strong supratympanic fold; (7) forelimb of male normal, without humeral spine; (8) nuptial spicules minute; nuptial pads covering most of the internal surface of thumb and part of inner palmar tubercle; (9) webbing variable, from 1/2 to 2/3 of the toe lengths; plantar surface smooth; (10) tarsal fold present, well marked; (11) dorsal skin mostly smooth, extremely baggy in thighs and flanks, especially in large specimens; (12) dorsum highly variable, gray, brown or greenish-brown, with or without a pattern of pale yellow, gray, or white dots; (13) venter, throat, and ventral surfaces of limbs white or gray, with or without a marbled, irregular pattern of dark and light dots; (14) iris pale brown, with minute black flecks.

Biology, tadpole: The extreme bagginess of the skin and other physiological adaptations make it possible for this species to be completely aquatic. Literature on the physiology of *T. culeus* is moderately abundant, but a review of it is beyond the scope of this paper. The diet and reproductive cycle were studied by Pérez (1998), and the larvae were briefly described by Parker (1940) and Vellard (1951; as *T. albiventris*).

Ecology and distribution: This species inhabits Lake Titicaca, where it has been found at depths of more than 20 m (Vellard, 1951). It has also been found nearby in the Peruvian Lago Saracocha, the Laguna Arapa, the Río Ilave, etc. In Bolivia, *T. culeus* seems to be confined to Lake Titicaca only, where it is more common in the so-called Lago Menor (Huiñaimarca) (Fig. 3). The diagnosis provided above applies primarily to these populations; in Peru, members of the populations previously considered to be *T. crawfordi* are more similar in morphology and size to *T. marmoratus* than to the "typical" *T. culeus* (see Remarks).

Remarks: For many years, the taxonomy of the four species of *Telmatobius* described in the Titicaca basin *(T. albiventris, T. crawfordi, T. culeus,* and *T. marmoratus)* has been chaotic. In this area, as many as four subspecies of *T. albiventris,* six of *T. culeus*, two of *T. crawfordi,* and four of *T. marmoratus* have been described, bringing the total number of taxa to 16 subspecies belonging to four putative species (Parker, 1940; Vellard, 1951, 1953, 1960, 1970, 1992; De Macedo, 1960). Fortunately, Sinsch *et al*. (1995) provided evidence that Vellard's taxonomic arrangement of *T. culeus* was untenable, and Benavides *et al*. (2002a) demonstrated that *T. albiventris, T. culeus,* and *T. crawfordi* represent a single taxon, *T. culeus,* that varies noticeably in morphology and body size. The potential of *T. culeus* as a subject for the study of phenotypic plasticity and speciation processes is enormous, but any taxonomic reassessment, if proved necessary, should be avoided until the genetics, phylogeography, and evolutionary trends of the different populations of *T. culeus* have been properly investigated.

Telmatobius edaphonastes De la Riva
(Fig. 2C)

Telmatobius edaphonastes De la Riva (1995 "1994b": 162).

Type locality: La Siberia, Provincia Carrasco, Departamento Cochabamba, Bolivia, 17º 50' S, 64º 45' W, 2600 m.

Diagnosis: (1) Snout-vent length of males to 47.2 mm, females to 43.6 mm; (2) head in lateral view moderately high, with rounded snout; (3) snout rounded in dorsal view; (4) lips not flared; (5) postcommisural gland present; (6) tympanum clearly visible; a strong supratympanic fold; (7) forelimb of males strong, without humeral spine; (8) nuptial spicules small, not closely arranged; nuptial pad on dorsal surface of thumb and separate from inner palmar tubercle; (9) webbing absent or vestigial; plantar surface smooth; (10) tarsal fold absent; (11) dorsal skin mostly smooth, with small, flat pustules; (12) dorsum uniformly dark brown; (13) venter gray-translucent, with brown mottling; throat and ventral surfaces of limbs pale orange with diffuse brown spots; (14) iris dark brown.

Biology, tadpole: Almost nothing is known about this rare, secretive species, of which only a few specimens have been found. The female holotype had mature, unpigmented eggs in her oviducts when collected in January (DE LA RIVA, 1994b). The call, a series of low intensity, short notes (DE LA RIVA, 1994b), is not formally described but has been published by REICHLE (2002). The tadpole is not described.

Ecology and distribution: This endemic species is perhaps the most terrestrial of all *Telmatobius*. A calling male was found perching on vegetation 1.5 m above the floor (KÖHLER, 2000; S. Reichle, personal communication), a behavior that is not expected for a frog of this genus. It is found near small rivulets. To date, *T. edaphonastes* has been found in the cloud forests of the Serranía Siberia (between the departments of Cochabamba and Santa Cruz), and in Sehuencas (Cochabamba) (R. Aguayo, personal communication), covering a range of approximately 70 km (airline) (Fig. 3).

Remarks: The phylogenetic relationships of this bizarre species are unknown. Superficially, the most similar species seems to be *T. ceiorum,* from northern Argentina (DE LA RIVA, 1994b).

Telmatobius espadai, sp. nov.

(Fig. 2D)

Telmatobius bolivianus Parker: LAVILLA & DE LA RIVA (1993: 38).

Holotype: CBF 1924, an adult male from Choquetanga Chico, Provincia Inquisivi, Departamento La Paz, Bolivia, 17º 48’ S, 67º 21’ W, 3470 m, collected on 18 August 1994 by F. Guerra and E. Forno.

Paratypes: MNCN 41942, an adult female from Río Apaza, Provincia Chapare, Departamento Cochabamba, Bolivia, 17º 50’ S, 64º 45’ W, 3100 m, collected on 1 January 1990 by I. De la Riva, J. Dorda, J. Ledezma, C. Tapia, and J. Trueba; MNCN 41943, a juvenile from the same locality, collected on 27 April 1990 by I. De la Riva, J. Ledezma, and C. Tapia; MNCN 41944-5, two juveniles from the same locality, collected on 10 July 1990 by I. De la Riva, C. Martín, and S. Casado; CBF 4016, a juvenile from Río Miguillas above Choquetanga, Provincia Inquisivi, Departamento La Paz, Bolivia, 16º 51’ S, 67º 19’ W, 3320 m, collected on 7 December 1999 by I. De la Riva.

Diagnosis: (1) Snout-vent length of males to 52.8 mm, females to 50.7 mm; (2) head in lateral profile moderately high, with rounded snout; (3) snout slightly subacuminate in dorsal view; (4) lips not flared; (5) postcommisural gland present, large; (6) tympanum barely distinct or not visible; a strong supratympanic fold; (7) forelimb moderately robust, with no humeral spine; (8) nuptial spicules small, not closely arranged; nuptial pad on dorsal surface of thumb and separate from inner palmar tubercle; (9) foot webbing about 1/3 of toe lengths, reaching only their second subarticular tubercle; plantar surface smooth;

(10) tarsal fold absent; (11) dorsal skin covered with numerous small, flat pustules; (12) dorsum greenish-brown with small black and yellow flecks; (13) venter uniformly gray, ventral surfaces of limbs orange; (14) iris dark brown.

Telmatobius espadai is easily distinguished from other Bolivian *Telmatobius.* It is most similar to *T. sanborni* and *T. verrucosus,* from which it differs mainly in having moderately small nuptial spicules that are not closely arranged, instead of large spicules that form a compact pad. Additionally, *T. verrucosus* has enlarged tubercles on its dorsum and most notably on its head. *Telmatobius sanborni* lacks extensive orange coloration on the ventral surfaces of limbs. *Telmatobius espadai* is sympatric with *T. bolivianus* and *T. yuracare,* from which it differs mainly by the lack of extensive foot webbing and a protruding humeral spine in males. The new species differs from *T. edaphonastes* by its color, which is not uniformly dark brown; in addition, *T. edaphonastes* has vestigial webbing instead of feet that are partially webbed. *Telmatobius espadai* differs from *T. sibiricus* and *T. simonsi* mainly by its lack of barred upper lips and queratinized spicules on its dorsum. *Telmatobius espadai* differs from *T. culeus* and *T. gigas* largely by its smaller size, its bufoniform head (as opposed to a broad, depressed head), and by its lack of baggy skin. *Telmatobius espadai* is distinguished from *T. hintoni, T. huayra,* and *T. marmoratus* primarily by its lack of flared lips, and by having a bufoniform head that has a noticeable postcommisural gland, and a nuptial excrescence composed of moderately small, loosely arranged spicules instead of minute spicules that form a compact pad.

Description of the holotype: A medium-sized *Telmatobius*, 52.8 mm in snout-vent length (SVL). Body moderately robust. Head broader than long, its length 30% SVL; head width 38% SVL; head length 79% head width. Head moderately high; snout rounded in lateral view, slightly subacuminate in dorsal view; nostrils not protuberant, oriented dorsolaterally; internarial distance 21% head width; nostrils closer to tip of snout than to margin of eye; internarial region convex; eye large, 30% of head length; loreal region concave, with a marked wrinkle from lower margin of eye to a point intermediate between eye and nostril; lips not flared; tympanum and tympanic annulus almost indistinct; supratympanic fold strong, extending from behind eye to level of shoulder; distinct dermal fold from supatympanic fold to corner of mouth; postcommisural gland large, round. Maxillary and premaxillary teeth fang-like, embedded in labial mucosa; dentigerous processes of vomer placed between choanae, bearing three large, fang-like vomerine teeth; choanae moderately large, subcircular; tongue rounded, attached anteriorly through about two thirds of its length; vocal slits absent. Forelimb moderately robust, length of fingers from shortest to longest II < I < IV < III; palmar webbing absent; tips of fingers spherical; fingers lacking lateral fringes; inner palmar tubercle oval, distinct; outer palmar tubercle slightly larger than inner, rounded; subarticular tubercles rounded; supernumerary palmar tubercles absent, palmar surface smooth; nuptial excrescence on medial surface of thumb, composed by moderately small, queratinized, black spicules not closely arranged, forming a small pad broadly separated from inner palmar tubercle. Hind limbs long and gracile, combined length of tibia and foot 104% SVL; length of toes from shortest to longest I < II < III < V < IV; webbing reaching a level above the subarticular tubercle of Toes I and II and level of the second subarticular tubercles of Toes III, IV, and V, from there extending as

broad lateral fringes to base of tips of toes; tips of toes spherical, about the same size of those of fingers; inner metatarsal tubercle not flattened, oval; outer metartarsal tubercle round, about half the size of inner; subarticular tubercles round; supernumerary tubercles absent, sole of foot smooth; tarsal fold absent. Skin of dorsum with abundant, small, flat pustules; no queratinized spicules on any part of body, head or limbs; no loose folds of skin; ventral skin smooth; cloacal opening at dorsal level of thighs.

Measurements (in mm): Holotype followed by female MNCN 41942 in parentheses: snout-vent length, 52.8 (50.7); tibia length, 26.8 (26.8); foot length, 28.4 (27.8); head length, 16.0 (15.8); head width, 20.3 (20.1); interorbital distance, 4.2 (4.0); internarial distance, 4.4 (4.4); eyelid width, 4.7 (4.7); eye diameter, 4.8 (4.8); eye-nostril distance, 3.8 (3.2).

Coloration: No color notes on the living holotype are available. In life, dorsal parts of body, head and limbs of female MNCN 41942 were greenish-brown with black dots and some yellow flecks; the venter and throat were uniformly gray, and the ventral parts of forelimbs, thighs, and shanks were orange; the iris was dark brown with a milky hue. Juveniles in life are similar to adults, but the dorsum is greener with many small, yellow flecks. In preservative, the dorsal surfaces of head, body, and limbs of specimens are mostly uniformly gray; the venter and throat are also gray; the cream color of the ventral parts of limbs is more extensive in some specimens than in others.

Biology, tadpole: Nothing is known about the biology of this rare species. As explained by DE LA RIVA *et al.* (2000), the tadpole was tentatively described as *T. bolivianus* by LAVILLA & DE LA RIVA (1993) at a time when the taxonomy of the Yungas *Telmatobius* was much more unclear than it is today. The tadpole of *T. espadai* belongs to the "meridional group" of LAVILLA (1985) and is the first *Telmatobius* larvae described that possesses a large oral sucker; it is similar to the tadpoles of *T. sanborni* and *T. verrucosus* (I. De la Riva, unpublished data).

Ecology and distribution: *Telmatobius espadai* is an endemic species known only to occur in the three localities of the holotype and paratypes, in the departments of Cochabamba and La Paz, a range extending over a distance of 165 km (airline) in the Cordillera Oriental (Fig. 3). The two places where the species was collected in the Department of La Paz, near Choquetanga Chico (type locality) and Choquetanga are in the Río Miguillas valley and only approximately 12 km (airline) from each other. *Telmatobius espadai* is rare and perhaps the most difficult species of Bolivian *Telmatobius* to find. It lives in clear streams between approximately 3000-3500 m at the ceja de montaña, the upper limit of the cloud forest. The holotype was under water under a small trunk in a partially dry creek. A tadpole (CBF 1925) was collected at the same time. Above Choquetanga, juveniles and tadpoles were found under stones and amidst aquatic plants in small rivulets and tributary branches of the main stream. In the Río Apaza, the female paratype was found under a large stone a few meters away from the stream. One of the juveniles found at this locality was under a stone in the water, whereas the other was under a stone on the bank of the river. Thus, *T. espadai* might be a moderately terrestrial species, at least during the wet season. Other anuran species reported at the type locality are *Gastrotheca marsupiata* (D & B), *Eleutherodactylus platydactylus* (Boulenger), and *Phrynopus pinguis* Harvey & Ergueta (HARVEY & ERGUETA, 1998). Furthermore, above Choquetanga, *T. espadai* occurs in simpatry with *T. bolivianus,* which,

generally, inhabits lower altitudes. In the Río Apaza, *T. espadai* seems to be the only species of *Telmatobius* around 3100 m, but it occurs together with *T. yuracare* around 3000 m, whereas *T. hintoni* is found above 3100 m in nearby streams and rivulets.

Etymology: I dedicate this species to the great Spanish herpetologist Marcos Jiménez de la Espada. The centenary of his death (1898) was commemorated at the Museo Nacional de Ciencias Naturales (Madrid), an institution to which he dedicated many years as an outstanding professor and researcher devoted to South American amphibians. Espada's legacy is still important for Neotropical herpetology, both in terms of the material he collected and the validity of his results (SAVAGE, 1978; DE LA RIVA, 2000; GONZÁLEZ, 2000; LÓPEZ-OCÓN & PÉREZ-MONTES, 2000).

Remarks: In contrast with the difficulty encountered finding adults and juveniles, tadpoles of *T. espadai* were extremely abundant at all times of the year in the Apaza River in 1990, but in 1994, no larvae were seen after searching thoroughly. A single tadpole was found in 1998. The status of this population is at present unknown, as are the causes of its observable decline.

Telmatobius gigas

Vellard (Fig. 2E)

Telmatobius marmoratus gigas Vellard (1969 "1968": 1112).

Telmatobius marmoratus gigas: VELLARD (1970: 8).

Telmatobius gigas: DE LA RIVA (2002: 223).

Type locality: Huallamarca (= Huayllamarca), Provincia Carangas, Departamento Oruro, Bolivia, 17º 50' S, 67º 57' W, 3965 m.

Diagnosis: (1) Snout-vent length of males to 60.4 mm, females to 109 mm; (2) head in lateral profile moderately depressed, with snout sloping; (3) snout slightly subacuminate in dorsal view; (4) lips flared; (5) postcommisural gland absent; (6) tympanum not visible; a weak supratympanic fold; (7) forelimb of male normal, without humeral spine; (8) nuptial spicules small, closely arranged; nuptial pad covering a large portion of inner palmar tubercle; (9) webbing less than 1/2 of toe lengths; plantar surface smooth; (10) tarsal fold weak, short; (11) dorsal skin moderately rugose with small, round pustules; skin baggy on posterior surface of thighs; (12) dorsum brown or greenish-brown, with a variable pattern of dark blotches or small flecks; (13) venter, throat, and ventral surfaces of limbs beige, with gray mottling; (14) iris golden or bronze, with minute black flecks.

Biology, tadpole: The few available data on the biology of *T. gigas* were provided by DE LA RIVA (2002). Females attain sexual maturity at moderate sizes, (i.e. 63.4 mm SVL). Specimens collected in October had mature oviductal eggs. DE LA RIVA (2002) provided a description of the tadpole. The largest known tadpole of *T. gigas* (CBF 3965) is 109 mm in total length and is in Stage 38 (GOSNER, 1960), and is the largest of any *Telmatobius* tadpole reported hitherto.

Ecology and distribution: In spite of its large size, which is reminiscent of the lacustrine form *T. culeus*, *T. gigas* inhabits streams. No data are available on the collection site of the only specimen collected in 1966 and described by VELLARD (1969 "1968", 1970). A recently discovered population (DE LA RIVA, 2002) occupies a stony stream that in some areas forms a narrow canyon with pools and small cascades. This stream is probably where the holotype was collected and would therefore be the only place where the species is known to occur (Fig. 3). However, there are other

suitable streams in the Serranía de Huayllamarca, a low range extending about 100 km in the altiplano of the Department of Oruro. The number of streams containing *T. gigas* is unknown, and a study on the distribution and population status of this interesting, endemic species should be carried out in order to protect it.

Remarks: This species was recently rediscovered, and given species status based on its distinctiveness from *T. marmoratus* (it had previously been described as a subspecies). Since the holotype of *T. marmoratus gigas* had apparently been lost, a neotype (CBF 3960) was designated (DE LA RIVA, 2002). According to G. Parra, M. García-París & I. De la Riva (unpublished data), populations from the area around the Sajama Volcano, in the volcanic Cordillera Occidental of Bolivia and, presumably, those from adjacent Chile, are genetically similar to *T. gigas,* a claim that needs to be further investigated. Chilean populations of Parinacota, the Lauca River, and Lake Chungará have traditionally been considered as *T. marmoratus* (DÍAZ, 1982; VALENCIA *et al*., 1982; VELOSO *et al*., 1982; DÍAZ & VALENCIA, 1985; VELOSO & NAVARRO, 1988; see also FORMAS *et al*., 2005). Likewise, populations of purported *T. marmoratus* from Province Carangas (Oruro) reported by VELLARD (1970) (see Appendix I) should be investigated genetically. However, until further evidence on the taxonomic status of all these populations is obtained, I consider *T. gigas* as an endemic species restricted to the Serranía de Huayllamarca.

Telmatobius hintoni Parker (Fig. 2F)

Telmatobius hintoni Parker (1940: 209).

Telmatobius marmoratus hintoni: VELLARD (1951: 38).

Type locality: Tolota (= Tolata), Provincia Jordán, Departamento de Cochabamba, Bolivia, 17º 32' S, 65º 55' W, 2900 m.

Diagnosis: (1) Snout-vent length of males to 69.8 mm, females to 80.6 mm; (2) head in lateral view depressed, with slightly subacuminate snout; (3) snout slightly subacuminate in dorsal view; (4) lips flared; (5) postcommisural gland present or absent; (6) tympanum not visible; a weak supratympanic fold; (7) forelimb of male normal, with no humeral spine; (8) minute nuptial spicules, closely arranged; nuptial pad covering a large portion of inner palmar tubercle; (9) foot webbed only 1/3 of the length of toes; plantar surface rarely smooth, usually bearing minute queratinized spicules; (10) tarsal fold present; (11) dorsal skin slightly rugose, often covered with small queratinized spicules; (12) dorsum brown or grayish-brown with or without diffuse dark blotches; (13) venter cream, ventral surfaces of limbs beige, yellow, or orange; (14) iris golden or greenish-beige with black flecks.

Biology, tadpole: Nothing is known about the biology of this species. The tadpole is not yet described.

Ecology and distribution: This species occurs in streams and pools in the high valleys of the departments of Cochabamba and northern Potosí, between approximately 2700-4400 m (Fig. 3). The most distant localities are about 300 km apart (airline).

Remarks: VELLARD (1951) considered *T. hintoni* a subspecies of *T. marmoratus,* and this has been the taxonomic status of this form since then. I have examined the type specimens of *T. hintoni,* and I conclude that it is clearly a different species. It differs externally from *T. marmoratus* in having a larger, broader head (especially in older females), and plantar surfaces that often have keratinized spicules. Additionally, *T. hintoni* may exhibit yellow or orange coloration on

the ventral parts of limbs, a character never observed in *T. marmoratus*. Besides the holotype (BM 1947.2.1492), the type series of *T. hintoni* consists of three specimens from Calacoto, La Paz, but these specimens are not conspecific with the holotype, and they were correctly identified as *T. marmoratus* by VELLARD (1951).

Specimens of *T. hintoni* from populations of the highlands of the Cordillera Tunari (Department of Cochabamba), where the species is common and reaches its highest altitude, seem to be smaller than lowland relatives (i.e. Corani, Tiraque), where large females with hypertrophied heads are common. The Cordillera Tunari populations are remarkably similar to *T. marmoratus* in morphology (but have smoother skin), which probably represents a convergence due to similar habitat conditions.

Telmatobius huayra

Lavilla & Ergueta (Fig. 4A)

Telmatobius huayra Lavilla & Ergueta (1995a: 91).

Type locality: Campamento Khastor, Provincia Sud Lípez, Departamento Potosí, Bolivia, 22º 02' S, 67º 08' W, 4600 m.

Diagnosis: (1) Snout-vent length of males to 41.2 mm, females to 53.7 mm; (2) head in lateral profile moderately depressed, with slightly truncate snout; (3) snout rounded in dorsal view; (4) lips flared; (5) postcommisural gland absent or a set of small, separated glands; (6) tympanum not visible; a weak supratympanic fold; (7) forelimb of males moderately robust, with no humeral spine; (8) nuptial spicules small, closely arranged; nuptial pad covering almost the entire inner palmar tubercle; (9) foot webbing less than 1/2 of the toe lengths; plantar surface rugose but without queratinized spicules; (10) tarsal fold present; (11) dorsal skin variable, from almost smooth to covered with numerous small tubercles; (12) dorsum grayish-brown with diffuse dark blotches; (13) venter and ventral surfaces of limbs gray, with diffuse dark blotches; (14) iris greenish-beige with black flecks.

Biology, tadpole: Nothing is known on the biology of this species. The skeleton was described by LAVILLA & ERGUETA (1995a). The oral characteristics of the larvae are those of the "meridional group" of LAVILLA (1985) (LAVILLA & ERGUETA, 1995a).

Ecology and distribution: Among Bolivian *Telmatobius,* this is the species that lives in the most extreme conditions, inhabiting streams and "bofedales" in cold, desert environments, although it has been found in thermal waters as well. Populations are largely isolated from each other; in some cases they live in the only available water bodies in large extensions of terrain. For example, a population found between Laguna Pastos Grandes and Laguna Khara lives only in a narrow stream that flows into a small "bofedal", the only suitable habitat for many kilometers. In some cases, streams flow into salty pans or unsuitable lakes whose chemical properties preclude the occurrence of frogs. Thus, although it can be locally common, some populations of *T. huayra* are small, fragile, and prone to disappear if environmental conditions change. Data on ecological conditions at the type locality were provided by LAVILLA & ERGUETA (1995a). The species has only been reported in Sud Lípez Province, Potosí, and the two most distant localities are approximately 130 km apart (airline) (Fig. 3).

Remarks: Despite various attempts, I failed to reach the type locality of *T. huayra* during a field trip in 1998. Thus, the assignment of *Telmatobius* populations from southern Department of Potosí to *T. huayra* is based only on the comparison of the type series with fresh material from other localities. The specimens of the type series of



FIGURE 4. (A) *Telmatobius huayra,* Río San Antonio. (B) *Telmatobius marmoratus,* adult male from Ulla Ulla. (C) *Telmatobius sanborni,* adult male from Pelechuco. (D) *Telmatobius sanborni,* tadpole from Pelechuco. (E) *Telmatobius sibiricus,* adult male from La Siberia. (F) *Telmatobius simonsi,* east of Villa Serrano.

FIGURA 4. (A) *Telmatobius huayra,* Río San Antonio. (B) *Telmatobius marmoratus,* macho adulto de Ulla Ulla. (C) *Telmatobius sanborni,* macho adulto de Pelechuco. (D) *Telmatobius sanborni,* renacuajo de Pelechuco. (E) *Telmatobius sibiricus,* macho adulto de La Siberia. (F) *Telmatobius simonsi,* este de Villa Serrano.

T. huayra present a transversal postocular fold. However, this character might be an artifact of the fixation, preservation, and storage methods used on the specimens. Indeed, CBF 01221 has a poorly developed fold (LAVILLA & ERGUETA, 1995a; I. De la Riva, unpublished data). No specimens of *Telmatobius* examined from other localities

nearby possess this fold, but most other characters are consistent with the description of *T. huayra,* although considerable variation is observed. However, genetic analyses of the populations examined from southern Potosí indicate that all of them belong to a single species (G. Parra, M. García-París & I. De la Riva, unpublished data). Given the proximity of some of the populations analyzed to the type locality of *T. huayra* (for example, ca. 25 km from Río San Antonio to Estancia Khastor), and the fact that the entire area is made up of the same kind of habitat, I tentatively consider that *T. huayra* is the name that should be applied to all these populations. This assumption has consequences, however, because *Telmatobius* frogs of the southern Altiplano, including those of Argentina, have generally been referred to as *T. marmoratus* (e.g. CEI, 1980; GALLARDO, 1987; LAVILLA, 2005). The fact is, *Telmatobius* populations in this Argentinean region are remarkably heterogeneous and might be made up of more than one species (E.O. Lavilla, personal communication); the name *T. huayra* would probably be applicable to at least some Argentinean *Telmatobius* populations from the highlands of Province Jujuy.

BENAVIDES *et al*. (2002b) recently described a new Chilean species, *T. fronteriensis,* from Puquios, near Ollagüe Volcano on the Bolivian border, about 100 km northwest of the northernmost locality of *T. huayra.* The differences BENAVIDES *et al*. (2002b) observed between *T. fronteriensis* and *T. huayra* are based on external morphological characters that are subject to considerable variation. The taxonomic status of *T. fronteriensis* needs to be reassessed by means of genetic analyses once topotypic material of *T. huayra* is obtained. On the other hand, CUEVAS & FORMAS (2002) described another new Chilean species, *T. philippi,* from near Ollagüe, that was even closer to the distributional range of *T. huayra.* No comparisons between the two species were made. To complicate the matter further, Ollagüe is the type locality of *T. halli* Noble, another undifferentiated form (FORMAS *et al*., 2003). Furthermore, the reports of purported *T. marmoratus* in Chile from the area of Cancosa (CAPURRO, 1953, 1954), halfway between the river Lauca (see Remarks under *T. gigas* and *T. marmoratus)* and Ollagüe, obscure even more the taxonomy of *Telmatobius* frogs in the area of the Cordillera Occidental shared by Bolivia and Chile.

The morphological similarity between *T. huayra* and *T. marmoratus* is deceptive. G. Parra, M. García-París & I. De la Riva (unpublished data) demonstrate that *T. huayra* and *T. marmoratus* are members of two different clades, *T. huayra* being the sister species of *T. hintoni.* Again, this similarity between *T. huayra* and *T. marmoratus* seems to be due to convergence as a result of living in running waters, “bofedales”, and pools in the puna and the Altiplano.

Telmatobius marmoratus

(Duméril & Bibron) (Fig. 4B)

Cycloramphus marmoratus Duméril & Bibron (1841: 455).

Telmatobius aemaricus (Cope): PARKER (1940: 207).

Batrachophrynus brevipalmatus Müller (1923: 78), new synonymy.

Type locality: Guasacona, near Azángaro, Department of Puno, Peru, 14º 55’ S, 70º 07’ W.

Diagnosis: (1) Snout-vent length of males to 66.5 mm, females to 64.6 mm; (2) head in lateral profile moderately depressed, with rounded snout; (3) snout rounded or slightly subacuminate in dorsal view; (4) lips flared; (5) postcommisural gland present or absent; (6) tympanum not visible; supratympanic fold present; (7) forelimb of males normal, with

no humeral spine; (8) nuptial spicules small, closely arranged; nuptial pad covering most of inner palmar tubercle; (9) foot webbing extending about 1/3 of toe lengths; plantar surface smooth or rugose but without queratinized spicules; (10) tarsal fold present; (11) dorsal skin variable, usually covered with small pustules; baggy skin on posterior surface of thighs; (12) dorsum variable, from beige or greenish-brown to dark brown with small black flecks or irregular blotches; (13) venter and ventral surfaces of limbs gray or cream; (14) iris brown with black flecks.

Biology, tadpole: Despite being one of the most common and widespread species of *Telmatobius*, its biology has not been thoroughly studied in Bolivia. Part of what is known about this species comes from studies realized in populations elsewhere, whose taxonomic status still needs to be confirmed (see comments in the Remarks section below). In Chile, studies have been carried out on tadpoles, reproductive cycles, and some ecological aspects of populations identified as *T. marmoratus* (DÍAZ, 1982; VALENCIA *et al.*, 1982; VELOSO *et al.*, 1982; DÍAZ & VALENCIA, 1985; LAVILLA & SCROCCHI, 1986). PARKER (1940) gave a brief description of tadpoles from the Titicaca area. VELLARD (1951) described and illustrated tadpoles from a miscellaneous Peruvian sample (including *T. culeus),* and later (VELLARD, 1970) from Curahuara de Carangas, Department of Oruro, Bolivia. BOTTARI (1972) provided some morphometric data on tadpoles from Cusco, Peru. A brief description of the tadpole was made by CEI (1980), based on Argentinean samples assigned to this species. LAVILLA (1985) assigned the larvae to the "septentrional group" (characterized by the absence of lower intramarginal papillae) based on Bolivian specimens. DE MACEDO (1960) and WASSERSURG & HEYER (1988) published studies on the anatomical characteristics of Peruvian specimens. Vocalizations of purported *T. marmoratus* from Chile were described by PENNA & VELOSO (1987), and RUIZ *et al.* (1983) studied some physiological adaptations for living at high altitude.

Ecology and distribution: VELLARD (1951, 1952, 1953, 1954) commented on habitat preference. *Telmatobius marmoratus* is an aquatic species that lives in streams, small lakes, thermal waters, and "bofedales", where it hides in hollows and under stones. It can be common locally. It is well adapted to the cold conditions of the altiplano. On the evening of 4 October 1998, I put several specimens in a jar partially filled with water that by the next morning had frozen into a block of ice (the thermometer had reached –8°C). After dawn, when the temperature rose, the frogs began to move as the ice around them melted.

Telmatobius marmoratus has a broad distribution. In Bolivia, it occurs in the northern part of the Altiplano in the departments of La Paz and Oruro, around the basins of Lakes Titicaca and Poopo and the Desaguadero River (which connects both lakes) (Fig. 5). The southern limits of the species' distribution are not well known, but it probably does not surpass the 20º parallel. Apart from the altiplano, *T. marmoratus* lives in the adjacent Amazonian flanks of the Cordillera Real, where it inhabits streams and lakes in the puna and dry valleys. The lowest locality where this species has been found is in the dry valley of the Charazani River. The altitudinal range of the species is from approximately 3100 to 4500 m. In Peru, the species lives from the Bolivian border (Department of Puno) to the puna region in the Department of Cusco. The range extension covers a linear distance of approximately 800 km.

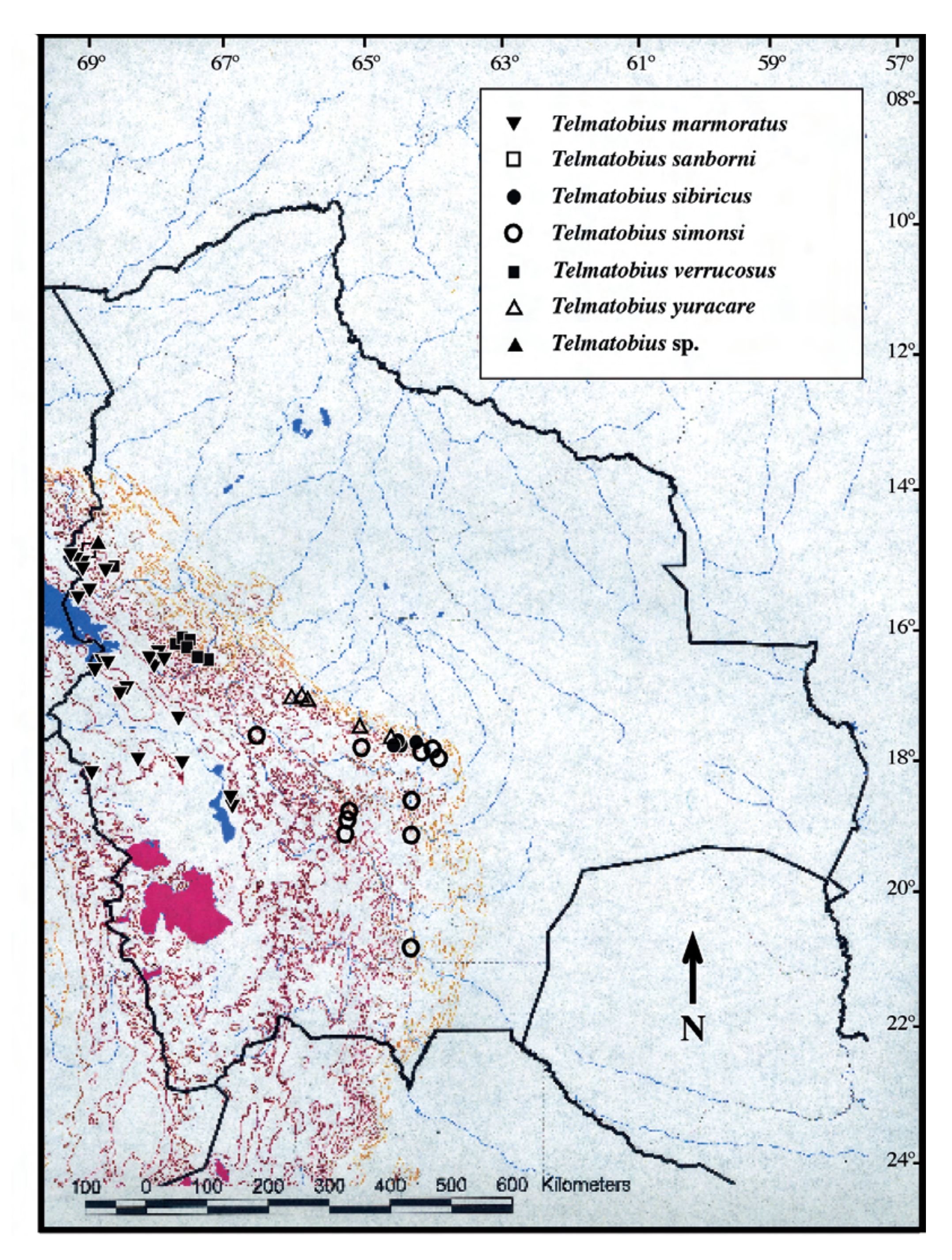


Figure 5. Map of Bolivia showing the distribution of *Telmatobius marmoratus, T. sanborni, T. sibiricus, T. simonsi, T. verrucosus, T. yuracare,* and *Telmatobius* sp. Lakes are in blue color and salt flats in pink.

Figura 5. Mapa de Bolivia mostrando la distribución de *T. marmoratus, T. sanborni, T. sibiricus, T. simonsi, T. verrucosus, T. yuracare* y *Telmatobius* sp. Los lagos están en color azul y los salares en rosa.

Remarks: Several subspecies have been recognized, depending on authors and dates. For Bolivia, VELLARD (1951, 1953, 1970) reported *T. m. marmoratus, T. marmoratus rugosus* Vellard, *T. m. bolivianus, T. m. hintoni,* and *T. m. verrucosus* Werner. The three last subspecies are not recognized as such herein. After VELLARD (1953, 1970), in Bolivia, the nominal form, *T. m. marmoratus*, occurs in the altiplano area surrounding the oriental part of Lake Titicaca along the Desaguadero River and the Lake Poopo Basin, whereas *T. m. rugosus* (type locality: Moho, Puno, Peru; also, Calacoto and Puerto Acosta, Bolivia) occupies the area north of Lake Titicaca and the high valleys of the Cordillera Real. ERGUETA (1991) stated that both subspecies live at different altitudes in the La Paz Valley. The recognition of subspecies in *T. marmoratus* is probably untenable, as was demonstrated for other species of *Telmatobius* by SINSCH *et al*. (1995). The most distinctive specimens of *T. marmoratus* are those from the dry Charazani Valley, which are large, robust, and have highly rugose skin.

Batrachophrynus brevipalmatus was described by MÜLLER (1923) from "Comanchi" (= Comanche), a locality in the altiplano of the Department of La Paz (17º 57' S, 68º 25' W, 4014 m). Even then, MÜLLER (1923) noted that the holotype (ZMB 27040, a juvenile) was poorly preserved. He observed that it had vomerine teeth but lacked maxillary teeth; its pectoral girdle was found similar to that of *Telmatobius jelskii* (Peters). Müller himself had doubts about describing the species as a member of the genus *Batrachophrynus* Peters or as a *Telmatobius,* and he finally opted for the former description, based mainly upon the absence of maxillary teeth. Since its description, this taxon has been almost entirely ignored in publications. It has only been cited again by three authors: VELLARD (1951) considered it an intermediate form between *Telmatobius* and *Batrachophrynus*, DE MACEDO (1960) simply listed it as a Bolivian *Batrachophrynus*, and GORHAM (1966, 1974) designated it as a provisional synonym of *Batrachophrynus macrostomus* Peters, without justification, and gave "Peru (Andes of southern part); ?Bolivia (Andes)" as its distribution. It was this statement that probably led FROST (1985) to include Bolivia in the distribution of *B. macrostomus* Peters, that is in reality a Peruvian species endemic to the area of Lake Junín, approximately 1000 km NW of Bolivia. The only species of frog occurring in Comanche that approximates the description of *B. brevipalmatus* is *T. marmoratus.* Based on these arguments, I formally consider *B. brevipalmatus* Müller to be a junior synonym of *T. marmoratus* (Duméril & Bibron).

The populations of *Telmatobius* that live in the Sajama National Park and the neighboring Chilean area of Parinacota and Lake Chungará have traditionally been considered *T. marmoratus* (DÍAZ, 1982; VALENCIA *et al*., 1982; VELOSO *et al*., 1982; DÍAZ & VALENCIA, 1985; VELOSO & NAVARRO, 1988; see also FORMAS *et al*., 2005). However, as stated above, the results of G. Parra, M. García-París & I. De la Riva (unpublished data) show that these populations (at least those in Bolivia) are genetically closer to *T. gigas* than they are to *T. marmoratus* (see Remarks under *T. gigas)*. Similarly, Argentinean populations from the highlands of the Jujuy province, previously considered to be *T. marmoratus* (CEI, 1980) do not, in fact, belong to this species (LAVILLA & CEI, 2001), and are probably *T. huayra* (see Remarks under this species).

Telmatobius sanborni
Schmidt (Fig. 4C)

Telmatobius sanborni Schmidt (1954: 280).

Telmatobius marmoratus rugosus Vellard: Vellard (1960: 11).

Telmatobius sanborni: Cadle & Patton (1988: 234).

Telmatobius sp.: Aparicio (1999: 17).

Type locality: Limbani, Departmento Puno, Peru, 14º 08' S, 69º 42' W, 3350 m.

Diagnosis: (1) Snout-vent length of males to 66.5 mm, females to 55.2 mm; (2) head in lateral profile moderately high, with rounded snout; (3) snout rounded in dorsal view; (4) lips moderately flared; (5) postcommisural gland present, large; (6) tympanum not visible; a strong supratympanic fold; (7) forelimb of males extremely robust, with no humeral spine; (8) nuptial spicules large, moderately closely arranged; nuptial pad in contact with inner palmar tubercle; (9) foot webbing about 1/2 of toe lengths; plantar surface smooth; (10) tarsal fold weak, short; (11) dorsal skin covered with a variable amount of pustules; (12) dorsum green of grayish-green with or without black blotches; (13) venter and ventral surfaces of limbs uniformly gray, or gray with yellow mottling; (14) iris brown with black flecks.

Biology, tadpole: Nothing is known about the biology of this species. The tadpole is similar in morphology to that of *T. espadai* and *T. verrucosus* (I. De la Riva, unpublished data) (Fig. 4D).

Ecology and distribution: *Telmatobius sanborni* lives in streams on steep Andean slopes in the upper part of cloud forests and *Polylepis* formations. This species was formerly known only from the type locality, although Cadle & Patton (1988) recorded it (without particular locality) in a general survey of the Andean slopes of southern Peru. Cadle & Patton's (1988) specimens are USNM 209017-21 from ca. 6 km (airline) SW of Ollachea, 3240 m, Department of Puno, Peru. Here, I report *T. sanborni* for the first time in Bolivia, where it has only been found in the vicinity of Pelechuco, a locality in the Cordillera de Apolobamba, western Department of La Paz (14º 49' S, 69º 05' W) (Fig. 5). In the Pelechuco River valley, the species is fairly common and lives at approximately 3100 to 3800 m. The airline distance between the two most distant localities (Pelechuco and Ollachea) is around 180 km. However, some of the examined populations from several localities in the Department of Cusco may be *T. sanborni* as well, which would extend the distribution considerably to the NW.

Remarks: Vellard (1960) placed *T. sanborni* in the synonymy of *T. marmoratus rugosus*. This was apparently not based on direct comparison of the two forms, but rather only on the examination of specimens that he had identified as *T. marmoratus* from localities near the type locality of *T. sanborni*. Subsequent authors followed Vellard's decision (e.g. Gorham, 1966, 1974; Harding, 1983; Frost, 1985, 2004). As a result, later lists of Peruvian amphibians continued to not include *T. sanborni* as a valid species (e.g. Henle, 1992; Rodríguez *et al*., 1993; Morales, 1995). The only exception is Cadle & Patton's (1988) paper dealing with the Andean herpetofauna of SE Peru, where they included *T. sanborni* but did not comment on the taxonomic history or the status of this taxon. It is difficult to explain why Vellard created so many subspecies in cases where the differences were subtle, clinal, or simply inconsistent, while he synonymyzed forms that were clearly distinguishable. *Telmatobius sanborni* and *T. marmoratus* are completely different

species. I examined the *T. sanborni* types from the Field Museum of Natural History and the American Museum of Natural History (FMNH 40248, 67435, 67437 and AMNH 56333), and compared them with *T. marmoratus* s.l. Based on numerous, distinctive characters (see diagnoses in the corresponding species accounts), I formally propose herein that *T. sanborni* be removed from the synonymy of *T. marmoratus*.

Telmatobius sibiricus De la Riva & Harvey (Fig. 4E)

Telmatobius sibiricus De la Riva & Harvey (2003: 128).

Telmatobius simonsi Parker: DE LA RIVA (1990: 296) (part).

Telmatobius simonsi Parker: DE LA RIVA (1994a: 39) (part).

Telmatobius simonsi Parker: DE LA RIVA (1994b: 161) (part).

Telmatobius sp. A: KÖHLER (2000: 142).

Type locality: Río Chua Khocha, Serranía Siberia, Provincia Carrasco, Departamento Cochabamba, Bolivia, 17º 47' S, 64º 42' W, 2050 m.

Diagnosis: (1) Snout-vent length of males to 52.7 mm, females to 57.5 mm; (2) head in lateral profile moderately high, with rounded snout; (3) snout rounded in dorsal view; (4) lips moderately flared; (5) postcommisural gland present; (6) tympanum and tympanic annulus visible or indistinct; a moderately strong supratympanic fold; (7) forelimb of males robust, with strong anteroproximal crest but no protruding humeral spine; (8) nuptial spicules minute, closely arranged; nuptial pad covering about 1/4 of inner palmar tubercle; (9) foot webbing less than 1/3 of toe lengths; plantar surface smooth; (10) tarsal fold present; (11) dorsal skin covered with pustules and keratinized spicules; (12) dorsum grayish-brown or yellowish-brown with large, irregular brown blotches; (13) venter and ventral surfaces of limbs yellowish-orange with pale brown blotches; (14) iris grayish-brown with minute black flecks.

Biology, tadpole: Little is known about the biology of *T. sibiricus*. DE LA RIVA & HARVEY (2003) report a male found in a flooded cattle footprint with a clutch of eggs entangled around its forelegs. The reproductive cycle and tadpole are unknown. Juveniles and subadults were found in early January 1998 (KÖHLER, 2000).

Ecology and distribution: This species is endemic to the cloud forests of La Siberia and southern ranges of Amboró National Park, where it occupies a rather small territory from Provincia Caballero (Santa Cruz) to Provincia Carrasco (Cochabamba), at 2000-2900 m (Fig. 5). Specimens are found near flooded road banks and seepages by night and under stones by day, an indication that they are mostly terrestrial.

Remarks: The scarce data available regarding the phylogenetic relationships of *T. sibiricus* indicate that *T. simonsi* is its closest relative (G. Parra, M. García-París & I. De la Riva, unpublished data).

Telmatobius simonsi Parker (Fig. 4F)

Telmatobius simonsi Parker (1940: 210).

Telmatobius cf. *simonsi*: KÖHLER (2000: 141).

Type locality: Sucre, Provincia Oropeza, Departamento Chuquisaca, Bolivia, 19º 03' S, 65º 05' W, 2800 m.

Diagnosis: (1) Snout-vent length of males to 72.3 mm, females to 77.1 mm; (2) head in lateral profile moderately high, with rounded snout; (3) snout rounded in dorsal view; (4) lips moderately flared; (5) postcommisural gland present; (6) tympanum and tympanic annulus visible or indistinct; a strong supratympanic fold; (7) forelimb of males

robust, with strong anteroproximal crest but no protruding humeral spine; (8) nuptial spicules minute, closely arranged; nuptial pad covering about 1/4 of inner palmar tubercle; (9) foot webbing less than 1/4 of toe lengths; plantar surface with minute keratinized spicules; (10) tarsal fold present; (11) dorsal skin covered with pustules and keratinized spicules; (12) dorsum grayish-brown or brown with or without irregular brown blotches; (13) venter and ventral surfaces of limbs cream or yellow with brown blotches; (14) iris golden-brown with minute black flecks.

Biology, tadpole: Nothing is known about the biology of this species. The tadpole was described by DE LA RIVA & HARVEY (2003).

Ecology and distribution: This endemic species has a broad distribution and is the only Bolivian *Telmatobius* that inhabits both cloud forests and temperate forests in semi-arid, inter-Andean valleys. It is a mostly aquatic, nocturnal species that lives in streams and rivulets, where individuals hide under stones, although specimens can occasionally be found in the ground near the water. From north to south, it occurs at least from the Cochabamba Valley (i.e. Parotani) and the southern ranges of the Amboró National Park in the Department of Santa Cruz to the area of El Palmar in the Department of Chuquisaca. The two most distant localities are about 420 km apart (air line) (Fig. 5). The altitudinal range of the species is approximately 1000-2800 m, and in Bolivia it is the *Telmatobius* species found at the lowest elevation. Some localities are geographically close to *T. hintoni* localities, but this latter species usually occurs at higher elevations.

Remarks: The species was recently redescribed by DE LA RIVA & HARVEY (2003). The assumption that populations from both dry valleys and cloud forests are conspecific is based on morphological studies only. This scenario might change once molecular studies are performed.

Telmatobius verrucosus **Werner**
(Fig. 6A, B)

Telmatobius verrucosus Werner (1899: 482).

Telmatobius verrucosus: WERNER (1901: 97).

Telmatobius marmoratus verrucosus: VELLARD (1970: 11).

Telmatobius verrucosus: FROST (1985: 346).

Telmatobius verrucosus: DE LA RIVA (1990: 296).

Telmatobius jahuira Lavilla & Ergueta (1995b: 46), new synonymy.

Telmatobius verrucosus: DE LA RIVA *et al.* (2000: 50).

Type locality : Chaco, on the Unduavi river, 25 km NW of Puente de la Vía, Provincia Sud Yungas, Department of La Paz, Bolivia, 16º 20’ 57” S, 67º 49’ 10” W, 2000 m.

Diagnosis: (1) Snout-vent length of males to 57.7 mm, females to 67.2 mm; (2) head in lateral profile moderately high, with rounded snout; (3) snout rounded in dorsal view; (4) lips not flared; (5) postcommisural gland present, large; (6) tympanum not visible; a strong supratympanic fold; (7) forelimb of males very robust, with no humeral spine; (8) nuptial spicules large, moderately closely arranged; nuptial pad on dorsal and inner surfaces of thumb and separate from inner palmar tubercle; (9) foot webbing variable, from 1/2 to 1/3 of toe lengths; plantar surface smooth; (10) tarsal fold absent; (11) dorsal skin covered with a variable amount pustules, which may be more abundant and larger on head and upper eyelid; (12) dorsum brown or greenish-brown with small black blotches; (13) venter gray with a variable extension of yellowish-orange blotches, more extended on



FIGURE 6. (A) *Telmatobius verrucosus,* adult male from Cotapata. (B) *Telmatobius verrucosus,* holotype. (C) *Telmatobius yuracare,* adult male from Sehuencas. (D) *Telmatobius* sp., Tojoloque.

FIGURA 6. (A) *Telmatobius verrucosus,* macho adulto de Cotapata. (B) *Telmatobius verrucosus,* holotipo. (C) *Telmatobius yuracare,* macho adulto de Sehuencas. (D) *Telmatobius* sp., Tojoloque.

the ventral surface of limbs; (14) iris golden-bronze with black flecks.

Biology, tadpole: Nothing is known about the biology of this rare, secretive species. The description of the tadpole of *T. verrucosus* has not been published; its morphology is similar to that of *T. espadai* and *T. sanborni,* adapted for living in fast flow currents (I. De la Riva, unpublished data).

Ecology and distribution: This species can be found under stones in narrow, steep rivulets. It lives in the upper parts of streams in humid valleys covered with cloud forests, elfin forests, ceja de montaña or subparamo. It occurs only in Department of La Paz, from the hillsides of Mount Illimani (Lambate) to the Quelhuacota valley, near Charazani, a range of about 200 km (airline) (Fig. 5). The type locality of *T. verrucosus,* at 2000 m altitude, would be the lowest point reported for the species (but see Remarks below); all other localities are within an altitudinal range of approximately 2900-3800 m.

Remarks: The holotype of *T. verrucosus* (Fig. 6B) was purportedly sent to Wien for identification, together with other material, by the collector H.W. Schlüter. Schlüter also sent specimens of other taxa from Chaco that were later described by Werner (e.g. *Hylodes coeruleomaculatus*, *Prionodactlyus bolivianus*, and *Hylodes gollmeri* var. *bisignata*). Many of these specimens were finally deposited in

the Wien Museum (the holotype of *T. verrucosus* was donated to the Museum by F. Steindachner; see Häupl *et al*., 1994). I have thoroughly searched for *T. verrucosus* at Chaco and have never been able to find the species there; in contrast, *T. bolivianus* is common at this site. Given that all other localities where this species has been found are considerably higher than Chaco and that the tadpole morphology is typical of species living at higher altitudes, it is plausible that the holotype was not collected at Chaco, but at some higher point on the road from Unduavi to Chaco. For example, at approximately 2950 m, this road crosses the Perkha Pampa (= Aceromarca) River, where *T. verrucosus* is found (see Appendix I).

Since its description, the taxonomic status of *T. verrucosus* has been controversial. This has been due to a combination of factors including: 1) *T. bolivianus* has the same type locality; 2) apparently no herpetologist has re-examined the holotype; and 3), the holotype number (not provided by Werner) has been incorrectly stated in some publications. Recently, this last factor has led to considerable confusion. The *T. verrucosus* holotype is not NMW 22922, as stated by Häupl & Tiedemann (1978), Häupl *et al.* (1994), and Frost (1985), but rather NMW 22921. Similarly, the holotype of *Telmatobius brasiliensis* Steindachner (= *Cycloramphus brasiliensis*) was incorrectly labeled NMW 22921 by Häupl & Tiedemann (1978), Häupl *et al*. (1994), and Frost (2004) [but correctly given as NMW 22922 by Heyer (1983) and Frost (1985)]. This confusion led De la Riva *et al.* (2000: 157) to mislabel an illustration with the name *T. verrucosus*, when in fact it was an illustration of the *T. brasiliensis* holotype. It was only after carefully examining the two holotypes, and comparing them with the original descriptions, that the misidentification was discovered.

Lavilla & Ergueta (1995b) described *T. jahuira* based on two adult males and an adult female from Río Chairo, near Mina Copacabana, Kkota Pata, Provincia Nor Yungas, Departamento La Paz, Bolivia, ca. 17º 16' S, 67º 50' W, ca. 3500 m. I compared a large sample of specimens, including juveniles from several localities (see Appendix I), the type specimens of *T. jahuira,* and the holotype of *T. verrucosus* (NMW 22921, a juvenile 30 mm in SVL). All specimens share the same external characteristics, including the diagnostic presence of large pustules on dorsum and head, which are not found in any other Bolivian *Telmatobius.* In particular, NMW 22921 is very similar to CBF 2745. Lavilla & Ergueta's (1995b) description is accurate and much more complete than Werner's (1899, 1901). The purported differences between the adult *T. jahuira* and the juvenile holotype of *T. verrucosus,* provided by Lavilla & Ergueta (1995b), were based on Werner's (1899) and Vellard's (1951) descriptions of *T. verrucosus*. Both Werner (1899) and Vellard (1951) used highly variable characters to describe this species, and did not even take into consideration the different body sizes of the specimens. I formally propose that *T. jahuira* Lavilla & Ergueta is a junior synonym of *T. verrucosus* Werner.

Vellard (1970) purportedly redescribed *T. verrucosus* (as *T. marmoratus verrucosus)* based on specimens from the area surrounding Charazani, about 180 km NW of the type locality. Vellard did not compare these specimens with the holotype of *T. verrucosus;* thus, his identification of the Charazani specimens as *T. verrucosus* is poorly supported. I examined Vellard's specimens (MJP 857-8; currently, MHNSM 12436-7) and consider them to be *T. marmoratus* with the characteristic rugose

skin, large size, and robustness found in populations of this species from the Charazani Valley.

Interestingly, specimens collected by G.H.H. Tate in 1926 and deposited in the AMNH were correctly catalogued as *T. verrucosus* (see Appendix I).

Telmatobius yuracare De la Riva
(Fig. 6C)

Telmatobius yuracare De la Riva (1994a: 39).

Type locality: Sehuencas, 19 km N of Monte Punco, Provincia Carrasco, Departamento Cochabamba, Bolivia, 17º 30' S, 65º 16' W, 2130 m.

Diagnosis: (1) Snout-vent length of males to 57.6 mm, females to 46.0 mm; (2) head in lateral profile low, with short, rounded snout; (3) snout subacuminate in dorsal view; (4) lips not flared; (5) postcommisural gland present; (6) tympanum not visible; a short supratympanic fold; (7) forelimb of males robust, with a protruding humeral spine; (8) nuptial spicules small, closely arranged; nuptial pad partially covering inner palmar tubercle; (9) foot fully webbed; plantar surface smooth; (10) tarsal fold present; (11) dorsal skin smooth or with small flat pustules; baggy skin on posterior surface of thighs; (12) dorsum grayish-brown, greenish-brown or beige with dark irregular blotches; (13) venter and ventral surfaces of limbs orange or yellow with or without brown blotches; (14) iris greenish-brown with minute yellow flecks.

Biology, tadpole: Nothing is known about the biology of this species. The tadpole was described by DE LA RIVA (1994a). Individuals emit soft harmonic notes when handled (DE LA RIVA, 1994a; KÖHLER *et al*., 1995).

Ecology and distribution: This endemic species is completely aquatic and is found in rivers, streams and road ditches in cloud forest environments; however, individuals have been found apart from rivers moving on the ground during rain (KÖHLER *et al*., 1995). It is locally abundant. Although mostly nocturnal, individuals become active in the afternoon under cloudy conditions. *Telmatobius yuracare* is the ecological equivalent of *T. bolivianus* in the central part of the Bolivian Cordillera Oriental, where it occurs at least from the drainage of the river Santa Isabel in the Yungas de Cochabamba to the Serranía Siberia at the border of the Cochabamba and Santa Cruz departments, encompassing an area of 140 km (airline) and an altitudinal range of 2050-2990 m (DE LA RIVA, 1994a) (Fig. 5).

Telmatobius sp. (Fig. 6D)

Diagnosis: (1) Snout-vent length of males to 61.0 mm, females to 58.3 mm; (2) head in lateral profile high, with short, rounded snout; (3) snout rounded in dorsal view; (4) lips not flared; (5) postcommisural gland present; (6) tympanum not visible; a short supratympanic fold; (7) forelimb of males robust, without a humeral spine; (8) nuptial spicules moderately large, not too closely arranged; nuptial pad barely contacting inner palmar tubercle; (9) foot from 2/3 to fully webbed; plantar surface smooth; (10) tarsal fold poorly marked or absent; (11) dorsal skin with scattered flat pustules; (12) dorsum gray, with dark gray dots; (13) venter gray; ventral surfaces of limbs orange or yellow with brown blotches; (14) iris brown.

Biology, tadpole: Nothing is known of this species.

Ecology and distribution: This species occurs in humid paramo and is known in Bolivia only from one locality, the Tojoloque valley, at 3600 m, in the Cordillera de Apolobamba, Department of La Paz, near the Peruvian border (DE LA RIVA *et al.*, 2005) (Fig. 5). Additionally, the species is found at Abra Acanacu, Department of Cusco, Peru,

and presumably occurs in the intervening area between this Peruvian locality and the Bolivian locality (De la Riva *et al.,* 2005).

Remarks: This species has been described, as *T. timens,* by De la Riva *et al*. (2005).

Discussion

Phylogenetic and ecological relationships of Bolivian *Telmatobius*

A hypothesis for the phylogenetic relationships of Bolivian *Telmatobius* is currently being developed by G. Parra, M. García-París & I. De la Riva (unpublished data) based on mtDNA sequences. In some cases, the phylogeny obtained from molecular data was not concordant with what would be expected given the morphology and ecology of the species. The conclusions of G. Parra, M. García-París & I. De la Riva (unpublished data) are herein discussed in an ecological context.

From an external standpoint, based on the morphology and biology of both adults and tadpoles, it becomes clear that *T. espadai*, *T. sanborni,* and *T. verrucosus* form a group (the *T. verrucosus* group) of closely related forest species, which are parapatric and occupy a similar ecological niche. They share certain characters such as a highly modified, rheophilous tadpole, and males that exhibit hypertrophied forelimbs. The three species live in the upper part of streams in the Cordillera Oriental, above 3000 m, often up to the point where the cloud forest and subparamo merge. They are moderately terrestrial frogs, more or less bufoniform, and are found under stones and logs near rivers and small creeks. The tadpoles are found in rapid streams, where they adhere to rocks using their striking oral sucker. This group represents the primitive stock from which the highland species evolved. This scenario is consistent with that proposed by Cei (1986). All other Bolivian *Telmatobius* form a clade in which, again, forest species are the basal group. This group (the *T. bolivianus* group) contains two pairs of sister species, *T. sibiricus* and *T. simonsi* on one hand, and *T. bolivianus and T. yuracare* on the other. *Telmatobius sibiricus* and *T. simonsi* are morphologically similar; both have developed humeral crests and lack a humeral spine. These two species are parapatric; *T. sibiricus* is restricted to cloud forests, and *T. simonsi* inhabits both cloud forests and temperate forests in semi-arid valleys. *Telmatobius bolivianus* and *T. yuracare* are parapatric, ecologically equivalent, and share such characters as baggy skin, extensive webbing, a tadpole with no or moderately developed oral sucker, and males having a large, protruding humeral spine. They are strictly aquatic, inhabiting streams in cloud forests at altitudes between 2000-3200 m, that is, downstream of the species of the *T. verrucosus* group. Species of these two groups are syntopic to some extent in certain rivers where the lower limits of one species merge with the upper limits of the other species, normally at an altitude of around 3000 m. For example, *T. bolivianus* and *T. verrucosus* are found together in the area of Kkota Pata and Unduavi, in the Yungas of La Paz; *T. espadai* and *T. bolivianus* are syntopic in the Río Miguillas area (Choquetanga and Choquetanga Chico), whereas *T. espadai* and *T. yuracare* are found together at the Río Apaza, in the Yungas of Cochabamba.

A notable result of G. Parra, M. García-París & I. De la Riva (unpublished data) indicates that the highland frogs of the formerly considered *T. marmoratus* complex do not constitute a monophyletic group. *Telmatobius huayra* and *T. marmoratus* are morphologically similar and live in the same

kind of habitat in the puna and the altiplano, but they fall into different clades. In one clade *T. huayra* is the sister species of *T. hintoni*, while *T. marmoratus* forms another clade with *T. gigas* and *T. culeus.*

In summary, the adaptive radiation of the primitive forest stock that is, at present, adapted to living in the subparamo and ceja de montaña (the *T. verrucosus* group) produced two present-day groups: 1) one that has adapted to living at lower elevations in less cold and even more humid environments (i.e. cloud forest) (the *T. bolivianus* group), and 2) another group that has adapted to higher elevations in colder and dryer habitats (puna, altiplano, and dry valleys) (the *T. marmoratus* and *T. hintoni* groups). Tectonic events and climatic changes during the Tertiary and the Pleistocene produced lifts and altitudinal depressions of vegetation on the Andean slopes. River erosion led to the formation of deep barriers that isolated formerly connected populations. This brings us to the present situation, in which the most primitive species have been displaced and confined to an intermediate elevation between their descendant species.

Future research and conservation

The *Telmatobius* fauna of Bolivia is diverse, with a high degree of endemism. *Telmatobius culeus, T. marmoratus, T. sanborni,* and *Telmatobius* sp. (perhaps also *T. gigas* and *T. huayra)* are the only non-endemic species. Some zones are home to especially diverse *Telmatobius* faunas. For example, in the Serranía Siberia, up to three species are found together, *T. edaphonastes, T. sibiricus,* and *T. yuracare* (the highest number of syntopic species known for the genus).

Despite the remarkable advances in knowledge in recent years of the genus *Telmatobius* in Bolivia, much work remains to be done. First, there are large areas that have been poorly explored. In particular, the montane forests of the Cordillera Oriental in the departments of Tarija, Chuquisaca and parts of Santa Cruz remain poorly surveyed for *Telmatobius* and other herpetofaunal elements. So far, only *T. simonsi* has been reported there, but the diversity of forest *Telmatobius* in northern Argentina and the interesting samples from Tarija available in Bolivian collections suggest that new species might be waiting to be discovered in this vast area (see LAVILLA & SCROCCHI, 1999). Of particular interest is the Argentinean species *T. oxycephalus* Vellard, which is expected to inhabit the yungas forests of Tarija (DE LA RIVA *et al.,* 2000). On the opposite side of the Bolivian Andes, some species that, until now, have only been found in Chile might also occur in the Bolivian section of the Cordillera Occidental. Two recently described species from the Puna de Atacama, *T. dankoi* (FORMAS *et al*., 1999), and *T. vilamensis* (FORMAS *et al*., 2003) are unlikely to occur in Bolivia, unlike species *T. fronteriensi, T. halli,* and *T. philippi* from the area of the Ollagüe volcano, whose type localities are almost on the Bolivian border, and close to the distribution range of *T. huayra.* Given the high degree of morphological variation and phenotypic plasticity of *Telmatobius* frogs (especially in forms from the highlands), the taxonomic status of all these Chilean species as well as *T. huayra* should be reassessed based on genetics. The status of the so-called *T. marmoratus* populations from northern Chile should also be reassessed in relation to Bolivian *T. gigas, T. huayra,* and *T. marmoratus.* Similarly, the identity of the purported Argentinean populations of *T. marmoratus* from Jujuy should be investigated in relation to *T. huayra.*

Although the alpha-taxonomic knowledge

on Bolivian *Telmatobius* has improved, there are still gaps that need to be filled in understanding the evolution and biogeography of the genus in this country. For example, there has been too little information on *T. edaphonastes* and too few available specimens to make sound morphological or molecular comparisons of this species possible; thus, unfortunately, the phylogenetic position of this interesting species is unknown. The same applies to *Telmatobius* sp.

Surprisingly, almost nothing is known about the biology, reproduction, and ecology of most species of Bolivian *Telmatobius,* with the exception of, perhaps, *T. culeus*. Therefore, it is essential that more research be carried out to understand the life history of Bolivian species of *Telmatobius* in order to determine the threats and conservation needs of these species and their populations. For example, the sudden apparent disappearance of the population of *T. espadai* from the Río Apaza deserves urgent investigation. Upstream of this river, near Corani, a population of *T. hintoni* that was healthy during the 1980s has now almost vanished. Similarly, I encountered several dead specimens of *T. bolivianus* near Quime, *T. culeus* offshore Huatajata (Lake Titicaca), and *T. hintoni* near Aguirre (Cochabamba). The absence of *Telmatobius* frogs in suitable and, apparently, undisturbed sites suggests recent or old extinction episodes rather than the simple absence of frogs. *Telmatobius* frogs are amenable targets of chitrid fungal infections, which could have already led Ecuadorian species to extinction (Merino-Viteri *et al.*, 2005). Chitrids have already been identified in *T.* aff. *marmoratus* from southern Peru (Seimon *et al.*, 2005). The *Telmatobius* fauna of Bolivia should be closely monitored to detect any symptom of chitridyomicosis, a threatening plague that seems difficult to halt. It is plausible to assume that, sooner or later, Bolivian *Telmatobius* might be affected if, in fact, they have not yet been. Projects to breed target species in captivity should be implemented as a preventive measure.

Other, more obvious threats that affect *Telmatobius* populations are habitat destruction and the contamination of water bodies by human waste, mines, agriculture, etc. This is especially evident in Lake Titicaca and around highly populated villages of the Altiplano. In places with no stones, holes, or aquatic vegetation such as shallow, sandy streams, *Telmatobius* frogs are absent because they need holes and crevices under rocks and stones to hide under during the day and during periods of inactivity (De la Riva, 2002). Thus, a subtle way to eliminate highland populations of *Telmatobius* is to eliminate the refuges by the overgrowth of organic matter caused by eutrophization. In areas where many cattle and Andean camelids (mainly llamas and alpacas) are present, a large amount of excrement may be deposited in the water. As a consequence, water bodies may develop a thick layer of organic matter that fills the spaces between stones and the bottom. Eventually, stones become covered and firmly attached to the bottom, and not a single crevice or slit is left between them and the substrate. The problem is more evident in streams, because the "bofedales" (where stones are rarely present) usually have holes and narrow underground water passages where the frogs can hide. However, the problem of water eutrophization by animal excrement is an old one, for herds of camelids have been raised in the Andean highlands for centuries. The conservation of *T. culeus* is particularly problematic because apart from being subjected to water pollution from human towns, agricultural activities, etc., the species is also fished as a food resource. *Telmatobius*

culeus is included in the Red Book of Bolivian Vertebrates (ERGUETA & MORALES, 1996), and several projects to breed them in captivity have been developed in Peru and Bolivia (PÉREZ BEJAR, 2005).

In summary, a great deal of research is still needed to improve our knowledge of Bolivian *Telmatobius* frogs, and the results of this research will yield important information needed to preserve them. But we may already be in a race against extinction. I hope I am wrong and that future generations of Bolivians will enjoy having healthy populations of frogs in their Andean rivers and lakes. If this paper has contributed to the knowledge and appreciation of the value of these animals, I will be satisfied.

ARTIFICIAL KEY OF BOLIVIAN *Telmatobius*

Identifying *Telmatobius* in the field (let alone preserved specimens) is not easy except for some clearly distinctive species. It can be

1)	Males with a protruding humeral spine	2
1')	Males without a protruding humeral spine	3
2)	Head high in profile	*T. bolivianus* [*a]
2')	Head low, snout short	*T. yuracare* [*b]
3)	Lips slightly flared or not flared	4
3')	Lips markedly flared	10
4)	Soles of feet with keratinized spicules	*T. simonsi* [*c]
4')	Soles of feet smooth	5
5)	Body, head, and iris uniformly dark brown	*T. edaphonastes* [b]
5')	Body, head, and iris not uniformly dark brown	6
6)	Upper parts of body and head with dark blotches, males with normal forelimbs	7
6')	Upper parts of body and head patterned or mostly uniform, males with forelimbs highly robust	8
7)	Foot less than 1/3 webbed	*T. sibiricus* [*b]
7')	Foot 2/3 to fully webbed	*Telmatobius* sp. [*a]
8)	Large tubercles on head and upper eyelids	*T. verrucosus* [*a]
8')	No large tubercles on head and upper eyelids	9
9)	Dorsum green of grayish-green with or without black blotches; nuptial spicules large	*T. sanborni* [a]
9')	Dorsal parts greenish-brown with small black dots and yellow flecks; nuptial spicules small	*T. espadai* [*d]
10)	Large size (> 100 mm SVL)	11
10')	Small to medium size (usually < 80 mm)	12
11)	Baggy skin on body and limbs, head markedly depressed, lacustrine form	*T. culeus* [e]
11')	Baggy skin only on thighs, riverine form	*T. gigas* [f]
12)	Small size (up to 53.7 mm)	*T. huayra* [g]
12')	Medium size (more than 53.7 mm)	13
13)	Snout rounded, ventral surfaces of limbs never yellow or orange, plantar surfaces never bearing keratinized spicules; up to 66.5 mm	*T. marmoratus* [h]
13')	Snout subacuminate, ventral surfaces of limbs often yellow or orange, plantar surfaces often bearing keratinized spicules; up to 80 mm	*T. hintoni* [*i]

([a] Cloud forests of La Paz; [b] Cloud forests of Cochabamba and Santa Cruz; [c] Cloud forests of Chuquisaca and Santa Cruz and dry valleys of Cochabamba, Chuquisaca and Santa Cruz; [d] Cloud forests of La Paz and Cochabamba; [e] Lake Titicaca, La Paz; [f] Serranía de Huayllamarca, Oruro; [g] Puna and altiplano of southern Potosí; [h] Puna and Altiplano of La Paz and Oruro; [i] Puna and high valleys of Cochabamba and northern Potosí).

extremely difficult, if not impossible, to tell the juveniles or females of several species apart. A common feature shared by several species is the presence of orange or yellow color on the ventral part of the limbs. This character, which may or may not be present on all specimens, is marked below with an asterisk (*) next to the species' name. Species distribution is a valuable tool to assist identification by discarding species that do not occur in a given area. Thus, a brief description of the distribution range is given for each species.

Acknowledgments

Many people have helped me in many ways since I first developed an interest in *Telmatobius* in 1988. I am grateful to James Aparicio, former director of the CBF, for his help and support throughout all this time, facilitating the loan of specimens and data. Also, the collaboration of the personnel from the MNK, notably L. Gonzáles, has been instrumental for many years. Likewise, J. Köhler, S. Lötters, and S. Reichle helped me in many ways in different aspects of my research on *Telmatobius.* For facilitating the loan or examination of material from their respective institutions, I am indebted to C. Myers and L. Ford (AMNH), J. Aparicio (CBF), J. Cabot (EBD), A. Resetar (FMNH), E. Lavilla (FML), C. Aguilar and J. Córdova (MHNSM), L. Gonzáles and P. Rebolledo (MNK), J.E. González (MNCN), P.E. Vanzolini (MZUSP), B. Clarke (BM), W. Duellman and J. Simmons (KU), H. Grillitsch and F. Tiedemann (NMW), W.R. Heyer and R. Reynolds (USNM), J. Campbell and M. Harvey (UTA), and W. Böhme (ZFMK). John Cadle provided comments on the *T. sanborni* specimens from Puno, Peru. H. Grillitsch, W.R. Heyer, J. Köhler, S. Lötters, and F. Tiedemann provided references, comments, and much help resolving the problems associated with *T. verrucosus*. Mike Hoffmann (Conservation International) facilitated the base maps. The collaboration of A. Navas, P. Flores, G. Parra-Olea, and M. García-París has been instrumental to gain a better understanding of the diversity and evolution of Bolivian *Telmatobius.* Jesús Dorda donated the photograph of *T. yuracare,* and S. Reichle that of *T. edaphonastes.* Mr. James Watkins corrected the English text. Finally, I am very grateful to the many friends and colleagues that provided invaluable help in the field throughout these years. This paper is funded by projects DGES PB97-1147, and REN2001-1046/GLO of the Spanish Ministry of Science and Technology (I. De la Riva, Principal Investigator).

References

Andersson, L.G. (1938): Batrachians from Burma collected by Dr. R. Malaise and from Bolivia and Ecuador collected by Dr. Hamnarland. *Arkiv för Zoologi*, 3: 1-20.

Aparicio, J.K. (1993): Herpetofauna de Huaraco, un ecosistema andino en el altiplano central de Bolivia. *Ecología en Bolivia: Documentos, serie Zoología*, 4: 1-38.

Aparicio, J.K. (1999): Herpetofauna de la Reserva Nacional de Fauna Altoandina Ulla Ulla, Departamento de La Paz (Bolivia). *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental*, 5: 13-23.

Barbour, T. & Noble, G.K. (1920): Some amphibians from northwestern Peru, with a revision of the genera *Phyllobates* and *Telmatobius*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 63: 395-427.

Benavides, E., Ortiz, J.C. & Sites, J.W. (2002a): Species boundaries among the *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) of the Lake Titicaca Basin: allozyme and

morphological evidence. *Herpetologica*, 58: 31-55.

BENAVIDES, E., ORTIZ, J.C. & FORMAS, J.R. (2002b): A new species of *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) from northern Chile. *Herpetologica*, 58: 210-220.

BOTTARI, C.V. (1972): Caracteres iso-alométricos y taxonomía en larvas de *Telmatobius*. *Acta Zoologica Lilloana*, 29: 47-65.

CADLE, J.E. & PATTON, J.L. (1988): Distribution patterns of some amphibians, reptiles, and mammals of the eastern Andean slope of southern Peru. Pp. 225-244, *in*: Heyer, W.R. & Vanzolini, P.E. (eds.), *Proceedings of a Workshop on Neotropical Distribution Patterns*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.

CAPURRO, L.F. (1953): *Telmatobius marmoratus* (D & B) nueva especie para Chile (Anura, Leptodactylidae). *Investigaciones Zoológicas Chilenas*, 2: 19-22.

CAPURRO, L.F. (1954): El género *Telmatobius* en Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 54: 31-40.

CEI, J.M. (1980): Amphibians of Argentina. *Monitore Zoologico Italiano (Nuova Serie), Monografia*, 2: 1-609.

CEI, J.M. (1986): Speciation and adaptive radiation in Andean *Telmatobius* frogs. Pp. 374-386, *in*: Vuilleumier, F. & Monasterio, M. (eds.), *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press, Oxford, U.K.

CUEVAS, C.C. & FORMAS, J.R. (2002): *Telmatobius philippi,* una nueva especie de rana acuática de Ollagüe, norte de Chile (Leptodactyliidae). *Revista Chilena de Historia Natural*, 75: 245-258.

DE LA RIVA, I. (1990): Lista preliminar comentada de los anfibios de Bolivia, con datos sobre su distribución. *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino*, 8: 261-319.

DE LA RIVA, I. (1994a): A new aquatic frog of the genus *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) from Bolivian cloud forests. *Herpetologica*, 50: 38-45.

DE LA RIVA, I. (1994b): Description of a new species of *Telmatobius* from Bolivia (Anura: Leptodactylidae). *Graellsia*, 50: 161-164.

DE LA RIVA, I. (2000): La obra herpetológica de Jiménez de la Espada: su validez y relevancia después de un siglo. Pp. 76-90, *in*: López-Ocón, L. & Pérez-Montes, C. (eds.), *Marcos Jiménez de la Espada (1831-1898). Tras la Senda de un Explorador*. CSIC, Madrid.

DE LA RIVA, I. (2002): Rediscovery and taxonomic status of *Telmatobius marmoratus gigas* Vellard 1969 "1968" (Anura: Leptodactylidae). *Herpetologica*, 57: 220-228.

DE LA RIVA, I. & HARVEY, M.B. (2003): A new species of *Telmatobius* from Bolivia and redescription of *T. simonsi* Parker, 1940 (Amphibia: Anura: Leptodactylidae). *Herpetologica*, 59: 127-142.

DE LA RIVA, I., KÖHLER, J., LÖTTERS, S. & REICHLE, S. (2000): Ten years of research on Bolivian amphibians: updated checklist, distribution, taxonomic problems, literature, and iconography. *Revista Española de Herpetología*, 14: 19-164.

DE LA RIVA, I., APARICIO, J. & RÍOS, J. (2005): A new species of *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) from humid paramo of Peru and Bolivia. *Journal of Herpetology*, 39: 409-416.

DE MACEDO, H. (1960): Vergleichende untersuchungen an Arten der Gattung *Telmatobius* (Amphibia, Anura). *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie*, 163: 355-396.

DÍAZ, N.F. (1982): Estrategia reproductiva de *Telmatobius marmoratus* (Anura-Leptodactylidae) del altiplano chileno. Pp. 317-327, *in*: Veloso, A. & Bustos, E. (eds.), *El Hombre y los Ecosistemas de Montaña. Vol. I. La Vegetación y los Vertebrados Inferiores de los Pisos Altitudinales entre Arica y Lago Chungará.* MAB 6-UNEP-UNESCO, Santiago de Chile.

DÍAZ, N.F. & VALENCIA, J. (1985): Larval morphology and phenetic relationships of the Chilean *Alsodes, Telmatobius, Caudiverbera* and *Insuetophrynus* (Anura: Leptodactylidae). *Copeia*, 1985: 175-181.

ERGUETA, P. (1991): Anfibios. Pp. 453-468, *in*: Forno, E. & Baudoin, M. (eds.), *Historia Natural de un Valle de Los Andes: La Paz.* Instituto de Ecología, UMSA, La Paz.

ERGUETA, P. & MORALES, C. (1996): *Libro Rojo de los Vertebrados de Bolivia.* Centro de Datos para la Conservación, La Paz, Bolivia.

FORMAS, J.R., NORTHLAND, I., CAPETILLO, J., NÚÑEZ, J.J., CUEVAS, C.C. & BRIEVA, L.M. (1999): *Telmatobius dankoi,* una nueva especie de rana acuática del norte de Chile (Leptodactylidae). *Revista Chilena de Historia Natural*, 72: 427-445.

FORMAS, J.R., BENAVIDES, E. & CUEVAS C. (2003): A new species of *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) from Río Vilama, northern Chile, and the redescription of *T. halli* Noble, 1938. *Herpetologica*, 59: 253-270.

FORMAS, J.R., VELOSO, A. & ORTIZ, J.C. (2005): Sinopsis de los *Telmatobius* de Chile. Pp. 103-114, *in*: this volume.

FROST, D.R. (1985): *Amphibian Species of the World. A Taxonomic and Geographical Reference.* Allen Press and Association of Systematics Collections, Lawrence, Kansas, USA.

FROST, D.R. (2004): *Amphibian Species of the World: An Online Reference (Vers. 3.0)*. American Museum of Natural History, New York, USA. <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html> [Accessed: May 2005].

GALLARDO, J.M. (1987): *Anfibios Argentinos. Guía para su Identificación.* Biblioteca Mosaico, Librería Agropecuaria, Buenos Aires.

GARMAN, S.W. (1875): Exploration of Lake Titicaca, by Alexander Agassiz and S.W. Garman. I. Fishes and reptiles. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 3: 273-278.

GONZÁLEZ, J.E. (2000): *Marcos Jiménez de la Espada, "El Coleccionista"*. Pp. 72-75, *in*: López-Ocón, L. & Pérez-Montes, C. (eds.), *Marcos Jiménez de la Espada (1831-1898). Tras la Senda de un Explorador*. CSIC, Madrid.

GORHAM, S.W. (1966): Liste der rezenten Amphibien und reptilien. Ascaphidae, Leiopelmatidae, Pipidae, Discoglossidae, Pelobatidae, Leptodactylidae, Rhynophrynidae. *Das Tierreich,* 85: 1-222.

GORHAM, S.W. (1974): *Checklist of World Amphibians up to January 1, 1970*. The New Brunswick Museum, St. John, Canada.

GOSNER, K.L. (1960): A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16: 183-190.

HARDING, K.A. (1983): *Catalogue of New World Amphibians*. Pergamon Press, Oxford, U.K.

HARVEY, M.B. (1997): Reptiles and amphibians from the vicinity of El Palmar in the Andes of Chuquisaca, Bolivia. Pp. 33-36 & 83-84, *in*: Schulenberg, T.S. & Awbrey, K. (eds.), *A Rapid Assessment of the Humid Forests of South Central*

Chuquisaca, Bolivia. RAP Working Papers 8, Conservation International, Washington D.C., USA.

HARVEY, M.B. & ERGUETA, P. (1998): A new species of *Phrynopus* (Anura: Leptodactylidae) from elfin forest in the Bolivian Andes. *Journal of Herpetology*, 32: 536-540.

HÄUPL, M. & TIEDEMANN, F. (1978): Typenkatalog der Herpetologischen Sammlung. Amphibia. *Kataloge der Wissenschaftlichen Sammlungen des Naturhistorischen Museums in Wien, Vertebrata*, 1: 1-34.

HÄUPL, M., TIEDEMANN, F. & GRILLITSCH, H. (1994): Katalog der Typen der Herpetologischen Sammlung nach dem Stand vom 1. Jänner 1994. Teil I: Amphibia. *Kataloge der Wissenschaftlichen Sammlungen des Naturhistorischen Museums in Wien, Vertebrata*, 9: 1-42.

HENLE, K. (1992): Zur Amphibienfauna Perus nebst beschreibung eines neuen *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae). *Bonner Zoologische Beiträge*, 43: 79-129.

HEYER, W.R. (1983): Variation and systematics of frogs of the genus *Cycloramphus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Arquivos de Zoología, São Paulo*, 30: 235-339.

IBISCH, P. & BÖHME, W. (1993): Zur Kenntnis der innerandinen Herpetofauna Boliviens (Provinz Arque, Departamento Cochabamba). *Herpetofauna*, 15: 15-26.

KÖHLER, J. (2000): Amphibian diversity in Bolivia: a study with special reference to montane forest regions. *Bonner Zoologische Monographien*, 48: 1-243.

KÖHLER, J., DIRKSEN, L., IBISCH, P.L., RAUER, G., RUDOLPH, D. & BÖHME, W. (1995): Zur Herpetofauna des Sehuencas-Bergregenwaldes im Carrasco-Nationalpark, Bolivien. *Herpetofauna*, 17: 12-25.

LAVILLA, E.O. (1985): Diagnosis genérica y agrupación de las especies de *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) en base a caracteres larvales. *Physis (Buenos Aires), Sección B*, 43: 63-67.

LAVILLA, E.O. (2005): Lista sistemática y bibliografía comentada sobre el género *Telmatobius*. Pp. 283-349, *in*: this volume.

LAVILLA, E.O. & CEI, J.M. (2001). *Amphibians of Argentina. A Second Update, 1987-2000*. Monografie XXVII, Museo Regionale di Scienze Naturale, Torino.

LAVILLA, E.O. & DE LA RIVA, I. (1993): La larva de *Telmatobius bolivianus* (Anura, Leptodactylidae). *Alytes*, 11: 37-46.

LAVILLA, E.O. & ERGUETA, P. (1995a): Una nueva especie de *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) del sudoeste de Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 24: 91-101.

LAVILLA, E.O. & ERGUETA, P. (1995b): Una nueva especie de *Telmatobius* (Anura, Leptodactylidae) de la ceja de montaña de La Paz (Bolivia). *Alytes*, 13: 45-51.

LAVILLA, E.O. & ERGUETA, P. (1999): A new Bolivian species of the genus *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) with a humeral spine. *Amphibia-Reptilia*, 20: 55-64.

LAVILLA, E.O. & SCROCCHI, G.J. (1986): Morfometría larval de los géneros de Telmatobiinae (Anura: Leptodactylidae) de Argentina y Chile. *Physis (Buenos Aires), Sección B*, 44: 39-43.

LAVILLA, E.O. & SCROCCHI, G.J. (1999): Anfibios y reptiles. Pp. 83-92, *in*: González, J.A., Scrocchi, G.J. & Lavilla, E.O. (eds.), *Relevamiento de la Biodiversidad de la Reserva Nacional de Flora y Fauna Tariquía (Tarija, Bolivia), Serie Conservación de la Naturaleza 14*. FML-PROBONA, Tucumán.

LÓPEZ-OCÓN, L. & PÉREZ-MONTES, C. (eds.) (2000): *Marcos Jiménez de la Espada (1831-1898). Tras la Senda de un Explorador*. CSIC, Madrid.

Merino-Viteri, A., Coloma, L.A. & Almendáriz, A. (2005): Los *Telmatobius* de los Andes de Ecuador y su disminución poblacional. Pp. 9-37, *in*: this volume.

Morales, V.R. (1995): Checklist and taxonomic bibliography of the amphibians from Perú. *Smithsonian Herpetological Information Service*, 107: 1-20.

Müller, L. (1923): Ueber neue oder seltene Mittle- und südamerikanische Amphibien und Reptilien. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin*, 11: 77-93.

Parker, H.W. (1940): The Percy Sladen Trust expedition to Lake Titicaca in 1937. XII. Amphibia. *Transactions of the Linnean Society of London*, 1: 203-216.

Penna, M. & Veloso, A. (1987): Vocalizations by Andean frogs of the genus *Telmatobius* (Leptodactylidae). *Herpetologica*, 43: 208-216.

Pérez, M.E. (1998): *Dieta y Ciclo Gametogénico Anual de Telmatobius culeus (Anura, Leptodactylidae) en el Lago Titicaca (Huiñaimarca).* MS Thesis, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz.

Pérez Bejar, M.E. (2005): Cria en cautividad y uso sostenible de la rana gigante del lago Titicaca (*Telmatobius culeus*). Pp. 261-271, *in*: this volume.

Reichle, S. (2002): *Telmatobius edaphonastes*. Track 56, *in*: Márquez, R., De la Riva, I., Bosch, J. & Matheu, E. (eds.), *Guía Sonora de las Ranas y Sapos de Bolivia*. ALOSA-AHE-MNCN, Barcelona.

Rodríguez, L.O., Córdova, J.H. & Icochea, J. (1993): Lista preliminar de los anfibios del Perú. *Publicaciones del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (A)*, 45: 1-22.

Ruiz, G., Rosenmann, M. & Veloso, A. (1983): Respiratory and hematological adaptations to high altitude in *Telmatobius* frogs from the Chilean Andes. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 76A: 109-113.

Savage, J.M. (1978): Marcos Jiménez de la Espada, naturalist explorer of the Andes and upper Amazon Basin. Pp. vii-xvi, *in*: *Vertebrados del Viaje al Pacífico Verificado de 1862 a 1865 por una Comisión de Naturalistas Enviada por el Gobierno Español: Batracios.* Miscellaneous Publications, facsimile reprints in Herpetology, SSAR, USA.

Seimon, T., Hoernig, G., Sowell, P., Halloy, S. & Seimon, A. (2005): Identification of chytridiomycosis in *Telmatobius marmoratus* at 4450 m in the Cordillera Vilcanota of southern Peru. Pp. 273-281, *in*: this volume.

Sinsch, U., Salas, A.W. & Canales, V. (1995): Reassessment of central Peruvian Telmatobiinae (genera *Batrachophrynus* and *Telmatobius*). I. Morphometry and classification. *Alytes*, 13: 14-44.

Sinsch, U., Hein, K. & Glump, B. (2005): Reassessment of central Peruvian Telmatobiinae (genera *Batrachophrynus* and *Telmatobius*): osteology, palmar morphology and skin histology. Pp. 239-260, *in*: this volume.

Valencia, J., Veloso, A. & Sallaberry, M. (1982): Nicho trófico de las especies de los herpetozoos del transecto Arica Chungará. Pp. 269-291, *in*: Veloso, A. & Bustos, E. (eds.), *El Hombre y los Ecosistemas de Montaña. Vol I. La Vegetación y los Vertebrados Inferiores de los Pisos Altitudinales entre Arica y Lago Chungará.* MAB 6-UNEP-UNESCO, Santiago de Chile.

Vellard, J. (1951): Estudios sobre batracios andinos. I. El grupo *Telmatobius* y formas afines. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"*, 1: 3-89.

VELLARD, J. (1952): Adapatation des batraciens a la vie a grande hauteur dans les Andes. *Bulletin de la Sociéte Zoologique de France*, 77: 169-187.

VELLARD, J. (1953): Estudios sobre batracios andinos. II. El grupo Marmoratus *(sic)* y formas afines. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"*, 2: 1-61.

VELLARD, J. (1954): Études sur le Lac Titicaca. V. Les *Telmatobius* du haut-plateau interandin. *Travaux de l'Institute Français d'Études Andines*, 4: 1-57.

VELLARD, J. (1960): Estudios sobre batracios andinos. VI. Notas complementarias sobre *Telmatobius*. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"*, 10: 1-19.

VELLARD, J. (1969 "1968"): Les *Telmatobius* du group *marmoratus*. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 40: 1110-1113.

VELLARD, J. (1970): Contribución al estudio de los batracios andinos. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, 10: 1-21.

VELLARD, J. (1992): Associated animal communities. The Amphibia. Pp. 449-457, *in*: Dejoux, C. & Iltis, A. (eds.), *Lake Titicaca. A Synthesis of Limnological Knowledge*. Monographiae Biologicae 68, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

VELOSO, A. & NAVARRO, J. (1988): Lista sistemática y distribución geográfica de anfibios y reptiles de Chile. *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino*, 6: 481-539.

VELOSO, A., SALLABERRY, M., NAVARRO, J., ITURRA, P., VALENCIA, J., PENNA, M. & DÍAZ, N. (1982): Contribución sistemática al conocimiento de la herpetofauna del extremo norte de Chile. Pp. 135-268, *in*: Veloso, A. & Bustos, E. (eds.), *El Hombre y los Ecosistemas de Montaña. Vol. I. La Vegetación y los Vertebrados Inferiores de los Pisos Altitudinales entre Arica y Lago Chungará.* MAB 6-UNEP-UNESCO, Santiago de Chile.

WASSERSUG, R.J. & HEYER, W.R. (1988): A survey of internal oral features of leptodactyloid larvae (Amphibia: Anura). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 457: 1-99.

WERNER, F. (1899): Beschreibung neuer reptilien und Batrachier. *Zoologischer Anzeiger*, 22: 577-604.

WERNER, F. (1901): Beschreibung neuer Frösche aus Bolivia, Ostindien und Neu-Guinea. *Zoologischer Anzeiger*, 24: 97-98.

Appendix I

Bolivian localities of *Telmatobius*.

Apéndice I

Localidades de *Telmatobius* en Bolivia.

In the following appendix, published localities are provided with their corresponding reference; museum localities, with the corresponding museum abbreviation (only specimens that I examined have been included); personal communications were accepted only when the identification was not doubtful; localities without any reference pertain to data published herein for the first time, whose vouchers will be deposited either at the CBF or the MNCN. Departments, provinces, and localities are arranged in alphabetic order. Departments are in boldface; provinces are separated by a period; for each province, different localities from the same source are given separated by a comma, and those from different sources, by a semicolon. A question mark between parentheses after a published citation means that the identification needs confirmation. Published localities that could not be found were not considered. Theses and unpublished reports were not considered either.

Telmatobius bolivianus: **La Paz**: Province Inquisivi: Aguascalientes (CBF); Choquetanga, Quime. Province Nor Yungas: Chuspipata (Lavilla & Ergueta, 1999); 24.2 km O de Yolosa (CBF); Unduavi. Province Saavedra: 13 km from Charazani to Apolo; Quelhaucota Valley (CBF); Province Sud Yungas: Chaco (type locality; Parker, 1940); 5.2 km from Chaco.

T. culeus: **La Paz:** Province Los Andes: Isla Paco; Isla Suriqui (USNM). Province Manco Kápac: Copacabana (Barbour & Noble, 1920); Isla Coati, Isla del Sol (Vellard, 1951); Isla Taquiri (Parker, 1940); Tiquina (Vellard, 1951). Province Omasuyos: Achacachi (type locality, Garman, 1875); 3.8 km NW of Huarina (KU); Huatajata (Vellard, 1951); Province Ingavi: Desaguadero Bay (Barbour & Noble, 1920); Taraco (Parker, 1940).

T. edaphonastes: **Cochabamba:** Province Carrasco: La Siberia (type locality, De la Riva, 1994b); Sehuencas (R. Aguayo, personal communication).

T. espadai: **Cochabamba:** Province Chapare: Río Apaza; **La Paz:** Province Inquisivi: Choquetanga Chico (type locality), Choquetanga.

T. gigas: **Oruro:** Province Carangas: Huayllamarca (type locality; Vellard, 1969 "1968").

T. hintoni: **Cochabamba:** Province Arani: Tiraque. Province Arque: Vila Vila (Ibisch & Böhme, 1993) (?). Province Carrasco: López Mendoza; Province Chapare: Aguirre, Corani, Cordillera Tunari; Province Jordán: Tolota (type locality; Parker, 1940); **Potosí:** Province Quijarro: Río San Juan; Province Saavedra: 6 km W Betanzos (KU).

T. huayra: **Potosí:** Province Sud Lípez: Between Laguna Pastos Grandes and Laguna Khara; Campamento Khastor (type locality; Lavilla & Ergueta, 1995a); Cerro Uturuncu; Laguna Colorada (EBD); Quebrada Quetena (EBD); Río San Antonio at Sol de Mañana.

T. marmoratus: **La Paz:** Province Aroma: Huaraco (Aparicio, 1993). Province Camacho: Between Charazani and Escoma; Puerto Acosta (Vellard, 1953). Province Franz Tamayo: Cabaña del IPTA, Espinacota, Laguna Cañuma, Phinaphina, Quebrada Patamanta, Quiswuarani, Río Usipala (Aparicio, 1999); Ulla Ulla. Province Ingavi: Desaguadero (Vellard, 1953); Huacullani (CBF); Querqueta, San José (Andersson, 1938). Province Murillo: Alto Achachicala (CBF); Calacoto (Parker, 1940); Cota Cota, Laguna Estrellani (CBF); Valle de Zongo. Province Nor Yungas: La Cumbre. Province Pacajes: Comanche (Müller, 1923); 18 km N of Comanche. Province Saavedra: Charazani (Vellard, 1970). **Oruro:** Province Avaroa: Urmiri (Parker, 1940). Province Dalence: Playa Verde (MHNSM); Province Sajama: Curahuara de Carangas (Vellard, 1970); Parque Nacional Sajama; San Miguel de Carangas (Vellard, 1970).

T. sanborni: **La Paz:** Province Franz Tamayo: Llamachaqui (Aparicio, 1999); Pelechuco.

T. sibiricus: **Cochabamba:** Province Carrasco: El Emplame, Khara Huasi, La Siberia, Río Chua Khocha (type locality, De la Riva & Harvey, 2003). **Santa Cruz:** Province Caballero: Remates (Köhler, 2000).

T. simonsi: **Chuquisaca:** Province Belisario Boeto: East of Villa Serrano (S. Reichle, personal

communication). Province Oropeza: Sucre (type locality, PARKER, 1940); 35.2 km N Sucre, 40 km E of Sucre (DE LA RIVA & HARVEY, 2003). Province Sud Cinti: Cerro Bufete (HARVEY, 1997). **Cochabamba:** Province Carrasco: 3 km S Epizana (DE LA RIVA & HARVEY, 2003). Province Quillacollo: Parotani (PARKER, 1940). **Santa Cruz:** Province Caballero: Yunga de San Juan (DE LA RIVA & HARVEY, 2003). Province Florida: La Hoyada (KÖHLER, 2000); El Chapé (DE LA RIVA & HARVEY, 2003); Province Vallegrande: Vallegrande (DE LA RIVA & HARVEY, 2003).

T. verrucosus: **La Paz:** Province Larecaja: Ankho Uma. Province Murillo: Valle de Zongo. Province Nor Yungas: Chuspipata (CBF); Pongo (AMNH); Río Chairo (LAVILLA & ERGUETA, 1995b). Province Saavedra: Quillhuacota Valley (CBF). Province Sud Yungas: Chaco (WERNER, 1899; see Remarks under this species); Lambate, Río Perkha Pampa (= Río Aceromarca) (AMNH).

T. yuracare: **Cochabamba:** Province Carrasco: La Siberia, Sehuencas (type locality, DE LA RIVA, 1994a); Province Chapare: Incachaca; Old Chapare road, 2200 m (KÖHLER, 2000).

Telmatobius sp. **La Paz:** Province Franz Tamayo: Tojoloque.

Monogr. Herpetol. (2005) 7:103-114

Sinopsis de los *Telmatobius* de Chile

J. Ramón Formas,[1] Alberto Veloso[2] & Juan Carlos Ortiz[3]

[1] *Instituto de Zoología, Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Valdivia, Chile (e-mail:rformas@uach.cl)*

[2] *Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Las Palmeras 3425, Casilla 653, Santiago, Chile*

[3] *Departamento de Zoología, Universidad de Concepción, Casilla 2407, Concepción, Chile*

Resumen: Se sintetiza el estado del conocimiento de los *Telmatobius* de Chile, y se tratan aspectos relacionados con la taxonomía, distribución, ecología, biología reproductiva, cromosomas, fisiología, bioquímica, genética y conservación.
Palabras clave: Amphibia, Anura, Chile, Leptodactylidae, *Telmatobius.*

Abstract: Sinopsis of the *Telmatobius* of Chile. – The current knowledge of the Chilean *Telmatobius* is synthesized. Topics related with taxonomy, distribution, ecology, reproductive biology, chromosomes, physiology, biochemistry, genetics and conservation are summarized.
Key words: Amphibia, Anura, Chile, Leptodactylidae, *Telmatobius.*

Introducción

Las ranas sudamericanas del género *Telmatobius* constituyen uno de los componentes más diversos de la batracofauna andina sobre los 2000 m. El género comprende cerca de 50 especies distribuidas desde el sur del Ecuador hasta latitudes que alcanzan por el sur hasta la Argentina, aproximadamente cerca de los 30° (Formas *et al*., 2003).

La primera síntesis de los *Telmatobius* de Chile la hizo Capurro (1955). En su trabajo resume una serie de investigaciones (Capurro, 1950, 1953, 1954) llevadas cabo por el autor en el "Centro de Investigaciones Zoológicas de la Universidad de Chile". Posteriormente Veloso *et al.* (1982), y en el marco del proyecto "El hombre y los ecosistemas de montaña" patrocinado por el Programa MAB (El Hombre y la Biosfera) de UNESCO, presentaron valiosa información original sobre la biología, cariología, conducta y distribución de las especies chilenas de *Telmatobius*. Como consecuencia de ese proyecto se agregan dos nuevas especies al género (*T. pefauri* y *T. zapahuirensis*). Finalmente los resultados del proyecto "Climas y Biomas de la II Región de Chile", patrocinado por el Fondo Nacional de Investigación Científica y Tecnológica (Fondecyt N° 5950021), agregan cuatro nuevas especies para Chile (*T. dankoi*, *T. fronteriensis*, *T. philippii* y *T. vilamensis*).

Taxonomía

Hasta hoy se han descrito en Chile nueve especies de *Telmatobius*, cuyos tipos, lugares de depósito y localidades típicas se indican en la Tabla 1. Philippi (1902) y Cei (1962) en sus libros "Suplemento a los Batraquios Chilenos descritos en la Historia Física i Política de Chile de don Claudio Gay" y los "Batracios

TABLA 1. Especies chilenas del género *Telmatobius* indicando autor, material tipo y localidades tipo. AMNH: American Museum of Natural History, DBCGUCH: Departamento de Biología Celular y Genética, Universidad de Chile, IZUA: Instituto de Zoología, Universidad Austral de Chile, KU: Kansas University, Museum of Natural History, MNHNP: Museum National d' Histoire Naturelle, Paris, MZUC: Museo de Zoología, Universidad de Concepción.

TABLE 1. Chilean species of the genus *Telmatobius* showing author, type material, and type localities. AMNH: American Museum of Natural History, DBCGUCH: Departamento de Biología Celular y Genética, Universidad de Chile, IZUA: Instituto de Zoología, Universidad Austral de Chile, KU: Kansas University, Museum of Natural History, MNHNP: Museum National d' Histoire Naturelle, Paris, MZUC: Museo de Zoología, Universidad de Concepción.

Especie	Autor	Material tipo	Localidad Tipo
T. dankoi	Formas, Northland, Capetillo, Nuñez, Cuevas & Brieva, 1999	holotipo IZUA 2108	Prov. El Loa (Antofagasta), Las Cascadas (22° 29' 54" S, 68° 58' 18" W), 3 km S Calama, 2260 m, Chile
T. fronteriensis	Benavides, Ortiz & Formas, 2002	holotipo MZUC 25094	Prov. El Loa (Antofagasta), Puquios (21° 00' 42" S, 68° 23' 25" W), 15 km NW Ollagüe, 4150 m, Chile
T. halli	Noble, 1938	holotipo AMNH 44753	Prov. El Loa (Antofagasta), alrededores de Ollagüe, Chile
T. marmoratus	(Duméril & Bibron, 1841)	sintipos MNHNP 4534-36	Guasacona (Puno), Perú
T. pefauri	Veloso & Trueb, 1976	holotipo KU 159836	Prov. de Parinacota (Tarapacá), Quebrada de Zapahuira, 30 km N Murmuntani, 3200 m, Chile
T. peruvianus	Wiegmann, 1835		Cordillera de Guatilla, cerca de Palca, dos días de viaje al E de Tacna, Perú
T. philippii	Cuevas & Formas, 2002	holotipo IZUA 3093	Prov. El Loa (Antofagasta), Quebrada Amincha (21° 12' 00" S, 68° 17' 00" W), 3 km E de Ollagüe, 3800 m, Chile
T. vilamensis	Formas, Benavides & Cuevas, 2003	holotipo IZUA 3080	Provi. El Loa (Antofagasta), Río Vilama (22° 51' 43" S, 68° 23' 25" W) San Pedro de Atacama, 3110 m, Chile
T. zapahuirensis	Veloso, Salaberry, Navarro, Iturra, Valencia & Penna, 1982	holotipo DBCGUCH 0629	Prov. de Parinacota (Tarapacá), Quebrada de Zapahuira, 30 km N Murmuntani, 3270 m, Chile

de Chile" respectivamente, incluyeron a dos especies de *Telmatobius* (*T. montanus* y *T. laevis*) procedentes de la región andina occidental de Chile central. Los análisis morfológicos externos y la osteología de *T. montanus* realizados por DÍAZ (1984), mostraron que esta especie debería ser incluida dentro del género *Alsodes*, ya que los machos en la época reproductiva tienen los brazos fuertemente desarrollados y presentan dos placas córneas en la región pectoral. La indisponibilidad de material adicional y la imprecisa ubicación de la localidad típica de *T. laevis* hacen que la situación taxonómica de esta especie no haya podido ser revisada.

CEI (1962) y VELOSO & NAVARRO (1988)

consideraron que todas poblaciones de *Telmatobius* de la Provincia de Antofagasta deberían ser adscritas a *T. halli*. Estudios posteriores (FORMAS *et al.*, 1999, 2003; BENAVIDES *et al.*, 2002a; CUEVAS & FORMAS, 2002) demostraron que bajo el nombre de *T. halli* se cobijaba un complejo de cuatro nuevas especies (*T. dankoi*, *T. fronteriensis*, *T. philippii* y *T. vilamensis*). El estudio de los tipos de *T. halli* hecho por FORMAS *et al.* (2003) mostró que esta es una especie válida y de ella no se han vuelto a colectar especímenes en la localidad típica (Ollagüe, provincia de El Loa), a pesar de la búsqueda en su localidad típica (tres excursiones a Ollagüe) y sus alrededores. La situación taxonómica de *T. halli edentatus*, descrita por CAPURRO (1955), es incierta debido a que no se ha vuelto a recolectar material adicional en la localidad típica (El Tatío, provincia de El Loa).

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO

La estrategia reproductiva de *Telmatobius marmoratus* fue estudiada por DÍAZ (1982). Entre 1978 y 1980, realizó observaciones durante tres épocas del año, correspondientes a los meses de abril-mayo, agosto y noviembre-diciembre en poblaciones provenientes de Parinacota (4260 m) y del Lago Chungará (4320 m). Estas permitieron establecer la presencia de grupos de edad constituidos por larvas, juveniles y adultos durante todo el año. La proporción de sexos estaba fuertemente sesgada hacia la presencia de hembras (577 / 233). Además, se determinó la actividad gonadal y entre los parámetros de la estrategia reproductiva, el número y tamaño y de los oocitos ováricos (1.8-2.8 mm); las larvas premetamórficas presentaban una longitud total entre 73.2 y 77.9 mm, y el tamaño promedio a la metamorfosis fue de 30.3 mm. Los individuos de ambas poblaciones eran de vida estrictamente acuática y tienen una actividad gonadal continua durante todo el año (tanto machos como hembras), lo que está en correspondencia con las condiciones relativamente estables en lo que respecta a los factores abióticos y macroclimáticos en las zonas de recolección (temperatura ambiental).

OLIVARES & TRUJILLO (1983) efectuaron un detallado estudio de la reproducción de *T. dankoi* (como *T. halli)* en la localidad de Las Cascadas (Calama, provincia del Loa). El tamaño promedio de los machos con callosidades nupciales fue de 48.0 ± 0.06 cm y el de las hembras con oocitos maduros de 55.0 ± 0.05 mm. Los huevos, de color café oscuro, tenían un diámetro de 1.42 mm (0.3-2.3 mm) y el número promedio por hembra varió entre 108 y 691. En *T. peruvianus* los huevos ováricos son pigmentados y miden 3 mm de diámetro (CEI, 1962). Una hembra de *T. philippii* tenía 257 oocitos de color negro y su diámetro fluctuó entre 1.6 y 1.7 mm (CUEVAS & FORMAS, 2002). Los machos presentan espinulación nupcial en diversas partes del cuerpo: región pectoral, garganta, brazos, antebrazos y especialmente en la superficie dorso-ventral del dedo I. En la Tabla 2 se muestra la distribución corporal de la espinulación nupcial y en la Tabla 3 el tamaño corporal de las nueve especies chilenas de *Telmatobius*. En *T. dankoi* se observaron machos con callosidades durante todo el año (OLIVARES & TRUJILLO, 1983), en *T. fronteriensis* en diciembre (BENAVIDES *et al.*, 2002a) y en *T. philippii* y *T. vilamensis* en marzo (CUEVAS & FORMAS, 2002; FORMAS *et al.*, 2003).

Se han descrito las larvas de *T. dankoi*, *T. marmoratus*, *T. pefauri*, *T. peruvianus*, *T. philippii* y *T. vilamensis* (VELOSO *et al.*, 1982; FORMAS *et al.*, 1999, 2003; CUEVAS & FORMAS, 2002). En la Tabla 4 se presentan sus longitudes totales entre los estadios 31 y 38 (GOSNER, 1960). Entre los miembros chilenos de la subfamilia Telmatobiinae las larvas de las especies de *Telmatobius* son comparativa-

TABLA 2. Ubicación de la espinulación nupcial en algunas especies chilenas del género *Telmatobius*.

TABLE 2. Location of the nuptial asperities in some Chilean species of the genus *Telmatobius*.

Especie	Región pectoral	Faringe	Dedo I	Brazos	Antebrazo	Referencia
T. dankoi	-	-	X	-	-	FORMAS *et al*. (1999)
T. fronteriensis	-	-	X	-	-	BENAVIDES *et al*. (2002a)
T. marmoratus	X	X	X	X	X	VELOSO *et al*. (1982)
T. pefauri	X	-	X	-	-	VELOSO *et al*. (1982)
T. peruvianus	-	-	X	-	-	VELOSO *et al*. (1982)
T. philippii	-	-	X	-	-	CUEVAS & FORMAS (2002)
T. vilamensis	-	-	X	-	-	FORMAS *et al*. (2003)
T. zapahuirensis	X	-	X	-	-	VELOSO *et al*. (1982)

mente grandes y sólo son sobrepasadas en longitud total por los renacuajos de *Caudiverbera caudiverbera* (100.4 mm promedio; DÍAZ & VALENCIA, 1985). Las larvas de *Telmatobius* pertenecen al tipo adaptativo generalizado de ORTON (1953) y se caracterizan por tener un hábito adaptado a los ambientes lóticos y bénticos (cuerpo deprimido, disco oral anteroventral, musculatura caudal robusta, ojos dorsolaterales y aletas bajas). La fórmula de los dientes córneos es 2(2) / 3(1) y su valor de balance es –1. Las papilas labiales están interrumpidas anteriormente y la boca es transangular (LAVILLA, 1988).

OLIVARES & TRUJILLO (1983) encontraron larvas de *T. dankoi* en diferentes estadios de desarrollo durante todas las épocas del año, especialmente entre junio y abril; mantenidas en el laboratorio alcanzaron la metamorfosis (20°C) después de 13 meses. Larvas de *T. peruvianus* (estadios 26-41) se encontraron entre abril y agosto. En abril y mayo se colectaron larvas (estadios 28-40) de *T. marmoratus* (VELOSO *et al.*, 1982). Renacuajos de *T. philippii* (estadios 25-33) y *T. vilamensis* (estadios 35-40) fueron colectados en marzo (CUEVAS & FORMAS, 2002; FORMAS *et al.*, 2003).

TABLA 3. Longitud media hocico-cloaca en mm (rango) de las especies chilenas del género *Telmatobius.*

TABLE 3. Snout-vent length in mm (range) of the Chilean species of the genus *Telmatobius*.

Especie	♂♂	n	♀♀	n	Referencia
T. dankoi	51.7 (48.9-55.1)	4	49.7 (46.1-52.0)	4	FORMAS *et al*. (1999)
T. fronteriensis	39.5 (37.3-43.2)	16	39.9 (36.2-42.5)	13	BENAVIDES *et al*. (2002a)
T. halli	–	–	(48.0-57.0)	2	NOBLE (1938)
T. marmoratus	51.3 (44.3-60.6)	50	55.2 (46.6-67.3)	66	VELOSO *et al*. (1982)
T. pefauri	54.6 (54.2-55.0)	2	68.1 (54.4-88.2)	5	VELOSO *et al*. (1982)
T. peruvianus	44.4 (41.2-54.4)	43	45.6 (41.0-49.2)	47	VELOSO *et al*. (1982)
T. philippii	53.7	1	–	–	CUEVAS & FORMAS (2002)
T. vilamensis	48.0 (44.7-50.8)	9	44.5 (38.3-48.2)	11	FORMAS *et al*. (2003)
T. zapahuirensis	46.4 (42.9-51.2)	19	43.8 (39.4-50.3)	13	VELOSO *et al*. (1982)

TABLA 4. Longitud total en mm (rango) correspondiente a los estadios 36-38 (GOSNER, 1960) de las larvas de las especies chilenas del género *Telmatobius.*

TABLE 4. Total length in mm (range) of stages 36-38 (GOSNER, 1960) of the tadpoles of the Chilean species of the genus *Telmatobius.*

Especie	Longitud total	n	Referencia
T. dankoi	81.2-85.4	3	FORMAS *et al.* (1999)
T. marmoratus	64.3-76.9	30	VELOSO *et al.* (1982)
T. pefauri	73.4-92.4	18	VELOSO *et al.* (1982)
T. peruvianus	59.8-94.0	35	VELOSO *et al.* (1982)
T. philippii	72.0-85.4 (estadios 31-33)	2	CUEVAS & FORMAS (2002)
T. vilamensis	77.1-83.6 (estadio 35)	3	FORMAS *et al.* (2003)

ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN

Las especies de *Telmatobius* sin excepción son acuáticas y no abandonan este hábitat para reproducirse ni alimentarse. En el momento de la captura se sumergen y buscan refugios entre las piedras del fondo o en hendiduras de los márgenes de los arroyos (CEI, 1962; VELOSO *et al.*, 1982) y entre la vegetación (J.C. Ortiz, datos no publicados). VALENCIA *et al.* (1982), en su estudio sobre el nicho trófico de las especies de los herpetozoos de las provincias de Arica y Parinacota, establecen las dietas de *T. peruvianus* y *T. marmoratus*, en ejemplares provenientes de Putre y Parinacota respectivamente. Todos los ítems alimentarios encontrados en estas especies son acuáticos. Los insectos constituyen los principales ítems alimentarios de estas especies, 39.72% en *T. peruvianus* y 65.56% en *T. marmoratus*. Otros ítems como los crustáceos están bien representados. La dieta se completa con ácaros, anélidos y moluscos. En ambas especies, como dato interesante, el contenido de los estómagos está constituido por un 18.93% y 15.80% de material vegetal respectivamente. A este alto contenido de material vegetal, se agregan la presencia en los ejemplares adultos de restos de larvas y juveniles de anfibios, los que no pudieron ser determinados por su avanzado estado de digestión y que podrían corresponder a ejemplares homoespecíficos (canibalismo) o a las otras especies presentes en los sitios de recolección, *Bufo spinulosus* o *Pleurodema marmorata*. Especímenes de *T. dankoi* fueron colectados en arroyos (12-35 cm de ancho) que tenían temperaturas de 15.2°C (marzo). En el contenido intestinal de esta especie se identificaron larvas de odonatos, gasterópodos (*Littoridina*) y anfípodos (*Hyalella gracilicornis*) (FORMAS *et al.*, 1999). En dos ejemplares adultos se identificaron cestodos (4) del género *Ophiotaenia* (PUGA & FORMAS, 2005).

Los ejemplares de *T. fronteriensis* se colectaron en una poza sin vegetación que tenía 22.9°C y la temperatura ambiental fue de 9.8°C (diciembre) (BENAVIDES *et al.*, 2002a).

Adultos y larvas de *T. philippii* fueron capturados en remansos a orillas de arroyos de 2-3 m de ancho y 30-40 cm de profundidad; la temperatura (marzo) del agua fluctuó entre 8-10°C. En el contenido estomacal de una hembra adulta se identificó una larva de Lepidoptera (Noctuidae) y otra de Odonata (Gomphidae) (CUEVAS & FORMAS, 2002).

DÍAZ & VALENCIA (1985) indicaron que las larvas de *T. pefauri* viven en el fondo rocoso del río Zapahuira (2-3 m de ancho),

bajo piedras y grietas cercanas a la orilla. Especímenes de *Bufo spinulosus* fueron colectados en las cercanías de dicho río.

El mapa distribucional de las ranas del género *Telmatobius* (Fig. 1) nos muestra que todas las localidades se encuentran en la porción del territorio chileno denominado altiplano (18-27° S). Esta región presenta un régimen de clima de tendencia tropical (DI CASTRI & HAYEK, 1976) caracterizado por la existencia de precipitaciones en forma de lluvia, principalmente en verano. De acuerdo con la clasificación de Köeppen, esta área se encuentra bajo la influencia de un clima de estepa de altura (FUENZALIDA, 1965). Existe un gradiente de precipitaciones que muestra una disminución de la pluviometría en sentido norte-sur (ARROYO *et al.*, 1982). Mientras que en Parinacota (18° 11' S) el promedio es de 316 mm anuales, en Ollagüe (21° 12' S) alcanza sólo a 82 mm (NAVARRO, 1993). Desde el punto de vista fitogeográfico, la flora de la región ha sido incluida por CABRERA & WILLINK (1973) en el Dominio Andino Patagónico (Provincia Puneña, entre los 3400 y 4500 m y Altoandina, sobre los 4400 m).

Altitudinalmente, los *Telmatobius* chilenos se distribuyen en un gradiente altitudinal que va desde los 2260 m (*T. dankoi*) hasta los 4500 m (*T. marmoratus*). Todas estas especies están fuertemente adaptadas a los ambientes acuáticos fríos (10-12°C), ya sea de arroyos de montaña, bofedales o lagunas altiplánicas; sin embargo, parece haber excepciones, como es el caso de *T. halli*, que según NOBLE (1938) vive en aguas termales.

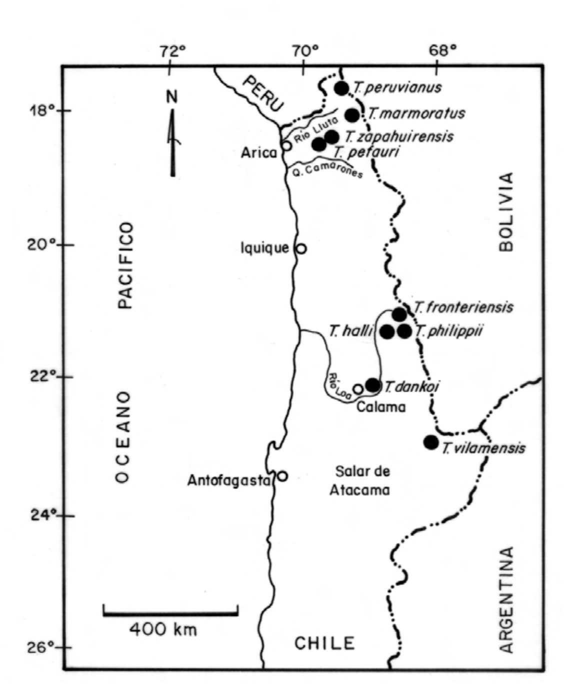


FIGURA 1. Mapa de distribución de las especies chilenas pertenecientes al género *Telmatobius*.

FIGURE 1. Distribution map of the Chilean species of the genus *Telmatobius*.

CARIOLOGÍA

Se conoce el cariotipo de las siguientes especies chilenas de *Telmatobius*: *T. dankoi*, *T. marmoratus*, *T. pefauri*, *T. peruvianus*, *T. philippii*, *T. vilamensis* y *T. zapahuirensis*. Todos ellos poseen 26 cromosomas bibraquiados, su número fundamental (NF) es 52 y sus cariotipos, de una marcada uniformidad, presentan una constricción secundaria en el brazo corto del par cromosómico N° 6 (Tabla 5). Con tinción argéntica se detectó la región NOR (brazo corto del par N° 6) en *T. dankoi, T. philippii y T. vilamensis.* En estos tres taxones se evidenciaron también, con colorante de Giemsa, bandas heterocromáticas (bandas C) en las regiones centroméricas, pericentroméricas y teloméricas. Estos marcadores cromosómicos fueron útiles para identificar diferencias cualitativas entre estos cariotipos muy uniformes (FORMAS *et al.*, 1999, 2003; CUEVAS & FORMAS, 2002). NORTHLAND *et al.* (1990) estudiaron la cantidad de DNA por núcleo en *T. dankoi*, *T. marmoratus*, *T. pefauri* y *T. peruvianus* y de sus resultados se des-

prende que el valor C es útil para hacer diferencias citológicas entre estas especies de *Telmatobius* (Tabla 5).

Fisiología, Bioquímica y Genética

Ruiz *et al.* (1983, 1987) estudiaron las adaptaciones hematológicas y respiratorias en *T. peruvianus*, *T. marmoratus*, *T. pefauri* y *T. dankoi*, en relación con su distribución altitudinal y su condición de especies acuáticas. Se demostró experimentalmente que *T. marmoratus* tiene a nivel de la piel un mayor consumo de oxígeno que a nivel pulmonar y que la respuesta metabólica a la hipoxia podría estar condicionada a la temperatura fría que persiste en los arroyos andinos. Consideradas en conjunto, en las cuatro especies de *Telmatobius*, tanto el volumen de los eritrocitos como los recuentos globulares y la concentración de Hb en la sangre (Hb%), son mayores que los valores de estos parámetros hematológicos en especies de anuros de altitudes inferiores a 3000 m. La cantidad de glóbulos rojos (10^3/mm^3) para las cuatro especies fluctuó entre 560.0 ± 154 (*T. pefauri*) y 892.0 ± 217 (*T. dankoi*). El tamaño (µm) de los glóbulos rojos (largo y ancho) varió entre 17.55 ± 0.5 - 13.04 ± 0.65 (*T. marmoratus*) y 15.4 ± 0.79 - 11.53 ± 0.68 (*T. pefauri*). El volumen (μm^3) promedio de los glóbulos rojos fluctuó entre 338.3 ± 22.8 (*T. pefauri*) y 448.0 ± 18.4 (*T. marmoratus*). El valor registrado para *T. pefauri* puede ser considerado como uno de los más pequeños reportados para anfibios, con excepción de *Pleurodema marmorata* (250 μm^3) que es simpátrica en parte de la distribución geográfica con *T. peruvianus* y *T. marmoratus*. También se determinó una correlación negativa entre volumen corpuscular medio con la altura máxima de cada especie. La concentración de hemoglobina corpuscular media (%), varió entre 29.3 ± 2.2 (*T. dankoi*) y 35.4 ± 0.5 (*T. peruvianus*), siendo este último valor él más alto conocido para la clase Amphibia. La alta concentración de Hb en los eritrocitos de *Telmatobius* puede ser un carácter adaptativo en ambientes de altitud, pobres en O_2 , a lo que se agrega que el transporte de O_2 se vería facilitado por el pequeño tamaño que tienen sus glóbulos rojos. Formas *et al.* (1999)

Tabla 5. Características cariológicas de algunas especies chilenas del género *Telmatobius*. NF: número fundamental.

Table 5. Karyological characteristics of some Chilean species of the genus *Telmatobius*. NF: fundamental number.

Especie	2n	NF	Ubicación de la constricción secundaria	DNA/núcleo	Referencia
T. dankoi	26	52	6	7.24	Formas *et al*. (1999) Northland *et al*. (1990) Veloso *et al*. (1982)
T. marmoratus	26	52	6	5.85	Veloso *et al*. (1982) Northland *et al*. (1990)
T. pefauri	26	52	6	5.81	Veloso *et al*. (1982) Northland *et al*. (1990)
T. peruvianus	26	52	6	6.61	Veloso *et al*. (1982) Northland *et al*. (1990)
T. philippii	26	52	6	–	Cuevas & Formas (2002)
T. vilamensis	26	52	6	–	Formas *et al*. (2003)
T. zapahuirensis	26	52	6	–	Veloso *et al*. (1982)

determinaron el peso molecular (kDa) de la hemoglobina en *T. dankoi*; la banda anódica (Hb1) tuvo un peso de 14 kDa mientras que la catódica (Hb2) fue de 14.2 kDa.

BENAVIDES *et al.* (2002b) analizaron la variación alozímica en *T. marmoratus* y *T. vilamensis* en quince enzimas codificadas por 15 loci presuntos. El valor de heterocigosidad fue 0.038 en *T. marmoratus* y 0.00 en *T. vilamensis*, y el porcentaje de polimorfismo alcanzó un 4% en *T. marmoratus* y 1% en *T. vilamensis*. La extremadamente baja variabilidad detectada en *T. vilamensis* y *T. fronteriensis* la correlacionaron BENAVIDES *et al.* (2002b) con la pequeña área geográfica en que se distribuyen ambas especies, e hipotetizan que la endogamia y la deriva génica estarían relacionadas con la baja heterocigosidad y polimorfismo.

EMISIONES SONORAS

Las señales acústicas registradas en las especies chilenas de *Telmatobius* corresponden a cantos de contacto ("contact calls") y cantos de respuesta aversiva ("distress calls"). Se han detectado estos tipos de vocalizaciones en *T. peruvianus*, *T. marmoratus*, *T. pefauri, T. zapahuirensis* y *T. halli* (= *T. dankoi*). El canto de contacto se produce como respuesta al estímulo de una ligera compresión de los flancos del animal mientras éste nada libremente. Por su parte, el canto de respuesta aversiva es provocado consistentemente por una maniobra brusca de atrape del animal. Ambos tipos de señales acústicas son emitidas por individuos de ambos sexos, incluyendo juveniles. Las características físicas de estas emisiones fueron registradas y analizadas por VELOSO *et al.* (1982) y PENNA & VELOSO (1987), y se muestran en la Tabla 6. Hemos escuchado el mismo tipo de señal en *T. philippii* y *T. vilamensis*; sin embargo, estas no han sido registradas ni analizadas (J.R. Formas, datos no publicados). El significado funcional de estas señales no ha sido determinado, ya que las especies de *Telmatobius* no han sido observadas vocalizando en condiciones naturales. El canto de contacto, tanto por la modalidad en que es evocado, y su presencia en ejemplares machos, hembras y juveniles, durante diversas épocas del año, parece no tener que ver con el reconocimiento sexual, pero posiblemente intervenga en otro contexto de reconocimiento, no relacionado con el apareamiento. El canto de respuesta aversiva, es similar al descrito en otras especies de anfibios y posiblemente tenga que ver con la respuesta a predadores (PENNA & VELOSO, 1987).

CONSERVACIÓN

Los aspectos relacionados con la conservación de los *Telmatobius* de Chile están en una fase de conocimiento muy preliminar. Las especies de *Telmatobius* son todas acuáticas y en las diversas localidades que habitan, existen amenazas potenciales a su conservación. Estas provienen principalmente de los efectos en los cursos de agua de los procesos tanto de extracción de minerales como de contaminación por residuos de las faenas mineras. También el uso del agua para consumo humano y de ganado camélido, ovino y bovino combina la construcción de represas y canalización de los arroyos altoandinos, con directa destrucción de los cursos de agua por una sobrecarga excesiva de animales. Otro aspecto a señalar, es la reducida distribución geográfica conocida para estas especies. Con excepción de *T. marmoratus* del altiplano de la provincia de Parinacota, que es una especie relativamente abundante, y *T. peruvianus*, aparentemente restringida a la Segunda Región, las restantes especies solamente son conocidas de sus localidades tipo. Esta última característica, por si sola deter-

TABLA 6. Características de las señales acústicas de algunas especies chilenas del género *Telmatobius* (modificado de VELOSO *et al*., 1982).

TABLE 6. Characteristics of the acoustic signals of some Chilean species of the genus *Telmatobius* (modified from VELOSO *et al*., 1982).

Especie	Sexo	n	Longitud media del cuerpo (mm)	Número medio de pulsos	Duración media (s)	Frecuencia media (pulsos/s)
T. dankoi	♂♂	3	41.9	19.8	2.08	9.4
T. marmoratus	♂♂	6	53.7	26.4	3.32	8.4
	♀♀	3	56.7	32.4	4.62	7.2
T. pefauri	♀♀	4	64.4	24.3	3.24	7.6
T. peruvianus	♂♂	6	46.0	24.0	2.88	8.2
	♀♀	5	47.8	20.2	2.71	7.1
T. zapahuirensis	♂♂	11	45.4	21.7	3.01	7.6
	♀♀	6	45.1	18.7	2.57	7.4

minaría la condición de especies amenazadas para los restantes *Telmatobius* de Chile. FORMAS (1995), siguiendo la nomenclatura indicada en GLADE (1988) señala que *T. pefauri* y *T. zapahuirensis* son especies raras (R) en la Primera Región de Chile. En esa misma Región *T. peruvianus* está en peligro (P) y es rara (R) en la Segunda Región. La situación de *T. marmoratus* en la Primera Región es indeterminada (I) y *T. halli* es indicada como rara (R) en la Segunda Región. DÍAZ-PÁEZ & ORTIZ (2003), aplicando la metodología de RECA *et al.* (1994) modificada por LAVILLA *et al.* (2000) y comparándola con la de la UICN (2001) consideran a *T. marmoratus* y *T peruvianus* como especies fuera de peligro (F). Esto por tener una amplia distribución más allá del territorio nacional y presentar abundancias relativamente importantes. Sin embargo, contrastadas con los criterios UICN (2001) estas aparecen con Preocupación Menor (LC). Las especies *T. halli, T. pefauri* y *T. zapahuirensis* se consideran especies raras (R) según metodología de RECA *et al.* (1994) lo que es coincidente con FORMAS (1995). Sin embargo, bajo la nomenclatura UICN (2001) aparecen categorizadas como con Datos Insuficientes (DD). De las especies de reciente descripción y que sólo son conocidas de sus localidades típicas (*T. fronteriensis*, *T. dankoi*, *T. philippii* y *T. vilamensis*), DÍAZ-PÁEZ & ORTIZ (2003) categorizaron a las tres primeras como insuficientemente conocidas (I) o con Datos Insuficientes (DD) según las nomenclaturas de RECA *et al.* (1994) y UICN (2001) respectivamente.

PERSPECTIVAS

Las ranas del género *Telmatobius* constituyen uno de los problemas más interesantes de la batracofauna altoandina de Sudamérica. En casi todos sus aspectos, los *Telmatobius* de Chile están en una etapa de conocimiento muy preliminar. Si bien existen avances en el conocimiento sistemático de estas especies, los que permiten contar con un buen esquema taxonómico, las relaciones filogenéticas de estos taxones, así como sus relaciones con los representantes del género en otros países andinos, se encuentra en pleno estudio. Extensas áreas de los Andes chilenos, especialmente sobre los 2000 m, permanecen aún totalmente inexploradas y no es arriesgado decir que en el futuro cercano se describirán nuevas especies, que permitirán completar la información de la radiación adaptativa de

estos anfibios en la vertiente Pacífica de la cordillera de Los Andes. La ecología y distribución de los *Telmatobius* chilenos se conoce sólo en términos muy generales y en ese sentido es de esperar que se hagan más estudios. Los parásitos de los *Telmatobius* chilenos es un campo absolutamente inexplorado. Otro de los aspectos más desconocidos se refiere a la biología reproductiva de este particular grupo de animales; no sabemos qué tipo de *amplexus* poseen, dónde y cuándo ponen los huevos y cómo es su desarrollo. Los estudios de genética poblacional merecen particular atención dado que en la mayoría de estas especies sus poblaciones son muy restringidas, y de lo poco que se conoce hasta ahora es de esperar bajo polimorfismo, heterocigosidad y reducido flujo génico. Todo este nuevo conocimiento aportaría información relevante en la proposición de modelos de especiación y evolución en organismos fuertemente adaptados a los ambientes andinos de altura. Los *Telmatobius* de Chile constituyen uno de los campos más apasionantes de la batracofauna chilena y nuevas generaciones de herpetólogos deberían con entusiasmo dedicar mucho trabajo a estos “señores de las alturas”.

Agradecimientos

Los autores agradecen a Lila M. Brieva y a César Cuevas por su colaboración en la elaboración del manuscrito, al proyecto “Climas y Biomas de la II Región de Chile”, patrocinado por el Fondo Nacional de Investigación Científica y Tecnológica (Fondecyt N° 5950021), y a la Dirección de Investigación de la Universidad de Concepción.

REFERENCIAS

ARROYO, M.T., VILLAGRÁN, C., MARTICORENA, C. & ARMESTO, J. (1982): Flora y relaciones biogeográficas en los Andes del norte de Chile (18-19° S). Pp. 71-92, *in*: Veloso, A. & Bustos, E. (eds.), *El Ambiente Natural y las Poblaciones Humanas de los Andes del Norte de Chile (Arica, Lat 18° 28' S), Vol. I*. ROSTLAC, Montevideo.

BENAVIDES, E., ORTIZ, J.C. & FORMAS, J.R. (2002a): A new species of *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) from northern Chile. *Herpetologica*, 58: 210-220.

BENAVIDES, E., ORTIZ, J.C. & SITES, J.W. (2002b): Species boundaries among *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) of the Lake Titicaca Basin: allozyme and morphological evidence. *Herpetologica*, 58: 31-55.

CABRERA, A. & WILLINK, A. (1973): *Biogeografía de América Latina*. OEA, Washington.

CAPURRO, L.F. (1950): Batracios de Tarapacá. *Investigaciones Zoológicas Chilenas*, 1: 9-12.

CAPURRO, L.F. (1953): *Telmatobius marmoratus* (D & B) nueva especie para Chile. *Investigaciones Zoológicas Chilenas*, 2: 19-22.

CAPURRO, L.F. (1954): El género *Telmatobius* en Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 54: 31-40.

CAPURRO, L.F. (1955): *Telmatobius halli edentatus*. Nueva subespecie para la fauna anfibia de Chile. *Investigaciones Zoológicas Chilenas*, 2: 150-152.

CEI, J.M. (1962): *Batracios de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.

CUEVAS, C.C. & FORMAS, J.R. (2002): *Telmatobius philippii*, una nueva especie de rana acuática de Ollagüe, norte de Chile (Leptodactylidae). *Revista Chilena de Historia Natural*, 75: 245-258.

DÍAZ, N.F. (1982) Estrategia reproductiva de *Telmatobius marmoratus* (Anura, Leptodactylidae) del Altiplano chileno. Pp. 317-326, *in*: Veloso, A. & Bustos, E. (eds.), *La Vegetación y Vertebrados Ectotérmicos*

del Transecto Arica- Lago Chungará, Vol. I. ROSTLAC, Montevideo.

DÍAZ, N.F. (1984): *Biosistemática y Relaciones Filogenéticas de las Especies Chilenas de Leptodactylidae (Amphibia: Salientia), Enfoque Multidisciplinario*. Tesis, Facultad de Ciencias Básicas y Farmacéuticas, Universidad de Chile.

DÍAZ, N.F. & VALENCIA, J. (1985): Larval morphology and phenetic relationships of the Chilean *Alsodes*, *Telmatobius*, *Caudiverbera* and *Insuetophrynus* (Anura: Leptodactylidae). *Copeia*, 1985: 175-181.

DÍAZ-PÁEZ, H & ORTIZ, J.C. (2003): Evaluación del estado de conservación de los anfibios en Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 76: 509-525.

DI CASTRI, F. & HAYEK, E. (1976): *Bioclimatología de Chile*. Imprenta Editorial Universidad Católica, Santiago, Chile.

FORMAS, J.R. (1995): Anfibios. Pp. 314-325, *in*: Simonetti, J., Arroyo, M.T.K., Spotorno, A. & Lozada E. (eds.), *Biodiversidad Biológica de Chile*. Conicyt, Santiago de Chile.

FORMAS, J.R., NORTHLAND, I. CAPETILLO, J. NUÑEZ, J.J. CUEVAS, C.C. & BRIEVA, L. (1999): *Telmatobius dankoi*, una nueva especie de rana acuática del norte de Chile (Leptodactylidae). *Revista Chilena de Historia Natural*, 72: 427-445.

FORMAS, J.R., BENAVIDES, E. & CUEVAS, C. (2003): A new species of *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) from Río Vilama, northern Chile, and the redescription of *T. halli* Noble. *Herpetologica*, 59: 253-270.

FUENZALIDA, H. (1965): Clima. Pp. 228-267, *in*: Corporación de Fomento de la Producción (ed.), *Geografía Económica de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.

GLADE, A. (1988) (ed.): *Libro Rojo de los Vertebrados Terrestres Chilenos*. Corporación Nacional Forestal, Impresiones Comerciales S.A., Santiago, Chile.

GOSNER, K.L. (1960): A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16: 183-190.

LAVILLA, E.O. (1988): Lower Telmatobiinae (Anura: Leptodactylidae): generic diagnoses based on larval characters. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 124: 1-19.

LAVILLA, E.O., PONSSA, M.L., BALDO, D., BASSO, N., BOSSO, A., CÉSPEDEZ, J., CHEBEZ, J.C., FAIVOVICH, J., FERRARI, L., LAJMANOVICH, R., LANGONE, J.A., PELTZER, P., UBEDA, C., VAIRA, M. & VERA CANDIOTI, F. (2000): Categorización de los anfibios de Argentina. Pp. 11-34, *in*: Lavilla, E.O., Richard, E. & Scrocchi, G.J. (eds.), *Categorización de los Anfibios y Reptiles de la República Argentina, Edición Especial*. Asociación Herpetológica Argentina, Tucumán.

NAVARRO, G. (1993): Vegetación de Bolivia: el altiplano meridional. *Rivasgodaya*, 7: 69-98.

NOBLE, G.K. (1938): A new species of frog of the genus *Telmatobius* from Chile. *American Museum Novitates*, 973: 1-3.

NORTHLAND, I., CAPETILLO, J., ITURRA, P. & VELOSO, A. (1990): Nuclear DNA content and karyosystematic relationships of species grouped in primitive tribes of Leptodactylidae (Amphibia - Anura). *Revista Brasileira de Genetica*, 13: 247-254.

OLIVARES, D.P & TRUJILLO, M.J. (1983): *Características Cromosómicas, Reproductivas y Desarrollo de Telmatobius halli (Anura-Leptodactylidae)*. Tesis, Universidad de Antofagasta, Chile.

ORTON, G.L. (1953): The systematics of

vertebrate larvae. *Systematic Zoology*, 2: 63-75.

PENNA, M. & VELOSO, A. (1987): Vocalizations by andean frogs of the genus *Telmatobius* (Leptodactylidae). *Herpetologica*, 43: 208-216.

PHILIPPI, R.A. (1902): *Suplemento a los Batraquios Chilenos Descritos en la Historia Física i Política de Chile de Don Claudio Gay*. Librería Alemana de José Ivens, Santiago de Chile.

PUGA, S. & FORMAS, J.R. (2005): *Ophiotaenia calamensis*, a new species of proteocephalid tapeworm from the Andean aquatic frog *Telmatobius dankoi* (Leptodactylidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 118: 245-250.

RECA, A., ÚBEDA, C. & GRIGERA, D. (1994) Conservación de la fauna de tetrápodos. I. Un índice para su evaluación. *Mastozoología Neotropical*, 1: 17-28.

RUIZ, G., ROSENMANN, M. & VELOSO, A. (1983): Respiratory and hematological adaptations to high altitude in *Telmatobius* frogs from Chilean Andes. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 76: 109-113.

RUIZ, G., ROSENMANN, M. & VELOSO, A. (1987): Valores hematológicos y distribución altitudinal de anfibios chilenos. *Archivos Chilenos de Biología y Medicina Experimental*, 20: 79-84.

UICN (2001): *Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1*. Comisión de Supervivencia de Especies de la UICN, Gland, Suiza. <http://iucn.org/ themes/ssc/ redlists/ RLcats2001booklet.html>

VALENCIA, J., VELOSO, A. & SALLABERRY, M. (1982): Nicho trófico de las especies de los herpetozoos del transecto Arica-Chungará. Pp. 269-289, *in*: Veloso, A. & Bustos, E. (eds.), *La Vegetación y Vertebrados Ectotérmicos del Transecto Arica- Lago Chungará, Vol. I*. ROSTLAC, Montevideo.

VELOSO, A. & NAVARRO, J. (1988): Lista sistemática y distribución geográfica de anfibios y reptiles de Chile. *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino*, 2: 481-539.

VELOSO, A., SALABERRY, M., NAVARRO, J., ITURRA, P., VALENCIA, J., PENNA, M. & DÍAZ, N. (1982): Contribución al conocimiento de la herpetofauna del extremo norte de Chile. Pp. 135-268, *in*: Veloso, A. & Bustos, E. (eds.), *La Vegetación y Vertebrados Ectotérmicos del Transecto Arica- Lago Chungará, Vol. I*. ROSTLAC, Montevideo.

Monogr. Herpetol. (2005) 7:115-165

El género *Telmatobius* en la República Argentina: una síntesis

ESTEBAN O. LAVILLA,[1, 2] & J. SEBASTIÁN BARRIONUEVO [2]

[1] *Instituto de Herpetología, Fundación Miguel Lillo*

[2] *CONICET, Miguel Lillo 251, 4000 San Miguel de Tucumán, Argentina*

Resumen: En la República Argentina el género *Telmatobius* está representado por 14 especies, aunque el material depositado en colecciones, así como la existencia de numerosas áreas aún no exploradas en las regiones montañosas del noroeste del país indican que existen muchos más taxones por describir. Los estudios se han focalizado hasta el momento en descripciones taxonómicas de tipo alfa, caracterizaciones morfométricas, morfológicas y anatómicas de adultos y larvas, análisis exhaustivos de distribución geográfica y del estado de conservación de las formas conocidas. *Telmatobius atacamensis* es considerada "especie en peligro de extinción", *T. ceiorum, T. hauthali, T. laticeps, T. oxycephalus, T. pisanoi, T. schreiteri* y *T. stephani* son tenidas como Vulnerables, en tanto que *T. contrerasi, T. hypselocephalus, T. marmoratus, T. pinguiculus, T. platycephalus* y *T. scrocchii* se consideran "insuficientemente conocidas". Existe, además, información sobre aspectos tan diversos como ciclos gametogénicos, producción de sonidos, luminiscencia de glóbulos rojos, etc. Esta síntesis pretende, además de reunir la información disponible, destacar los vacíos de información existentes como base para futuros estudios sobre el género.
Palabras clave: anatomía, Argentina, distribución, historia natural, taxonomía, *Telmatobius*.

Abstract: The genus *Telmatobius* in Argentina: a synthesis. – The genus *Telmatobius* in Argentina comprises 14 species, but the material housed in diverse collections, plus the existence of several unexplored areas in the western montane areas, suggests that several taxa remain to be described. Up to now, studies on this genus focused on taxonomic descriptions of alpha type, including morphometric, morphological and anatomical characterizations for adults and larvae, plus exhaustive analyses on geographic distribution and conservation status of the already known forms. *Telmatobius atacamensis* is considered "in risk of extinction" and *T. ceiorum, T. hauthali, T. laticeps, T. oxycephalus, T. pisanoi, T. schreiteri* and *T. stephani* are considered Vulnerable, while *T. contrerasi, T. hypselocephalus, T. marmoratus, T. pinguiculus, T. platycephalus* and *T. scrocchii* are included in the "data deficient" category. Other studies were devoted to diverse biological and physiological aspects, including sexual cycles, sound production, luminiscence in erythrocites, etc. The aim of this synopsis is to put together the available information to point up the gaps on diversity, life history, tadpoles, ecology, etc. and to set the basis for future studies.
Key words: anatomy, Argentina, distribution, natural history, taxonomy, *Telmatobius.*

INTRODUCCIÓN

La primera mención del género *Telmatobius* en la República Argentina se debe a KOSLOWSKY (1895), quien describió *T. hauthali* basado en material procedente del Arroyo Aguas Calientes, cercano a Cazadero Grande, en la Provincia de Catamarca. Desde entonces varios investigadores abordaron su estudio desde diferentes puntos de vista, incluyendo entre los más destacados a José M. Cei, José M. Gallardo, Raymond Laurent, Armando Pisanó, Dora Rengel y Jehan Vellard.

La situación actual muestra que en el país se han registrado 14 especies, aunque este es un número proporcionalmente bajo teniendo en cuenta las series aún no analizadas en

colecciones y los ambientes aún inexplorados de las regiones montañosas del noroeste argentino.

Pese a esto, la información generada es abundante si se la compara con la de otros países en que se ha registrado el género, incluyendo descripciones taxonómicas de tipo alfa, caracterizaciones morfométricas, morfológicas y anatómicas de adultos y larvas, análisis de distribución geográfica y del estado de conservación de las formas conocidas, ciclos gametogénicos, producción de sonidos, luminiscencia de glóbulos rojos, etc. Esta síntesis pretende, además de reunir la información disponible, destacar los vacíos de información existentes como base para futuros estudios sobre el género.

TAXONES DE *Telmatobius* REGISTRADOS EN LA REPÚBLICA ARGENTINA

En el área montañosa del noroeste de la República Argentina se han registrado hasta el momento 14 especies de *Telmatobius*, aunque la evidencia existente en los museos del país indica que este es un número bajo para la cantidad de poblaciones disjuntas y diferenciadas morfológicamente que se encuentran representadas en sus colecciones, por lo que en el futuro cercano es de esperar novedades en este sentido.

La lista de taxones siguientes incluye el nombre válido, su etimología, la identificación del tipo portador de nombre (los acrónimos de museos siguen a LEVITON *et al.*, 1985), la localidad tipo, la distribución conocida, los sinónimos conocidos cuando resultan pertinentes, comentarios, y los trabajos identificados en los que fueran citados. Las distribuciones conocidas para los diversos taxones están representadas en la Fig. 1.

Se incluye, además, una breve caracterización para la mayoría de las especies registradas en Argentina, realizada sobre los tipos portadores de nombre (holotipos y/o paratipos) depositados en la Colección Herpetológica de la Fundación Miguel Lillo (FML). La caracterización de *Telmatobius contrerasi* está basada en datos de la descripción original, dado que no se tuvo acceso al material de referencia. No se caracterizó a las poblaciones argentinas referidas a *Telmatobius marmoratus* dada la notable variabilidad que poseen, lo que indicaría que constituyen un mosaico de taxones diferentes.

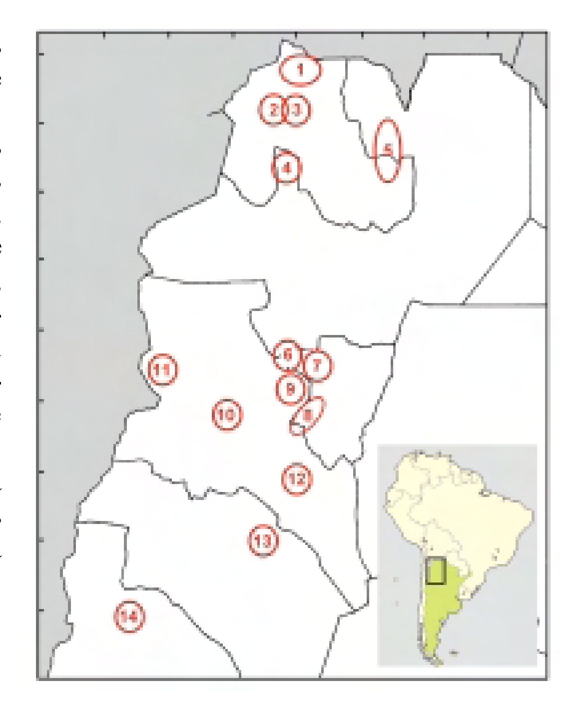


FIGURA 1. Distribución del género *Telmatobius* en la República Argentina. 1: *T. marmoratus*, 2: *T. platycephalus*, 3: *T. hypselocephalus*, 4: *T. atacamensis*, 5: *T. oxycephalus*, 6: *T. pisanoi*, 7: *T. laticeps*, 8: *T. ceiorum*, 9: *T. scrocchii*, 10: *T. pinguiculus*, 11: *T. hauthali*, 12: *T. stephani*, 13: *T. schreiteri*, 14: *T. contrerasi*.

FIGURE 1. Distribution of the genus *Telmatobius* in Argentina. 1: *T. marmoratus*, 2: *T. platycephalus*, 3: *T. hypselocephalus*, 4: *T. atacamensis*, 5: *T. oxycephalus*, 6: *T. pisanoi*, 7: *T. laticeps*, 8: *T. ceiorum*, 9: *T. scrocchii*, 10: *T. pinguiculus*, 11: *T. hauthali*, 12: *T. stephani*, 13: *T. schreiteri*, 14: *T. contrerasi*.

En la caracterización de la fórmula palmar el símbolo (—) indica que la palmadura está destruida en ese punto.

Telmatobius atacamensis

Gallardo, 1962 (Fig. 2)

Etimología: *Atacama* = topónimo frecuente en el N de Argentina y Chile, referido a la cultura prehispánica Atacama o Cunza, + L -*ensis* = sufijo que denota lugar o localidad.

Tipo portador de nombre: MACN 2136, macho adulto.

Localidad tipo: San Antonio de los Cobres, Salta (24° 11' S, 66° 21' W, 3775 m), Argentina.

Distribución: Restringida a la localidad tipo y áreas aledañas (San Antonio de Los Cobres; Pueblo Nuevo). Véase Comentarios.

Comentarios: Bajo el mismo número (MACN 2136) se incluyeron el holotipo, 13 paratipos y 13 larvas. GALLARDO (1962) atribuyó a esta especie cinco adultos y cinco larvas (FCEN 56B) de la misma procedencia del holotipo, más tres adultos (MACN 2254) y tres larvas (MACN 2255) de El Salitre, Jujuy, y tres larvas (MACN 2989) de Cerro Cajas, Salta. Observaciones personales señalan que el material ajeno a la localidad tipo muestra diferencias que pueden resultar significativas con los topotipos. El lote de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires (FCEN 56B) no ha sido localizado aún. Tres de los paratipos se encuentran albergados hoy en la colección de la Fundación Miguel Lillo (FML 03252). En esta última colección se alberga, también, material proveniente de la vega de Pueblo Nuevo, en las proximidades de la localidad tipo (FML 4472, 4473).

Citas: BERTONATTI (1994), CEI (1980, 1987), CHEBEZ (1994), FROST (1985), GALLARDO (1962, 1987a, b), GALLARDO & VARELA DE OLMEDO (1992), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), LAURENT (1970b), LAVILLA (1944 "1992", 2001), LAVILLA & CEI (2001), LAVILLA *et al.* (2000a), LYNCH (1978, 1986).

Caracterización: Material examinado: FML 03252/1 (paratipo hembra), FML 03252/3 (paratipo macho). Longitud total (LT): 57.35. Cabeza: largo 17.6 mm, ancho 23.8 mm, índice cefálico 1.35. Hocico acuminado-redondeado en vista dorsal. Narinas redondeadas. *Canthus rostralis* poco marcado; región loreal deprimida. Anillo timpánico derecho evidente, izquierdo no evidente. Protuberancias postoculares ausentes. Glándula postcomisural evidente. Pliegue supratimpánico poco marcado. Piel dorsal verrugosa; verrugas más desarrolladas en la región lateral y en los miembros posteriores, algunas poseen una punta cornificada. Piel ventral con verrugas con extremo cornificado a los lados del vientre y espinas pequeñas a ambos lados del pecho. Pliegue axilar ausente. Pliegue suprahumeral ausente. Espinas nupciales pequeñas, ubicadas sobre las caras ventral (cubriendo parte del tubérculo metacarpal interno), lateral y dorsal del pulgar, dispuestas próximas entre sí, dejando muy poca superficie descubierta entre ellas. Densidad media 27/mm^2. Tubérculo metacarpal externo subrectangular y más grande que el interno, elíptico. Longitud relativa de los dedos de las manos: 3 > 1 > 4 > 2. Miembros posteriores (Tibia + Pie) 125.23% de LT. Tubérculo metatarsal interno notable; el externo se confunde con las verrugas del tarso. Fórmula palmar: I (1 $^3/_4$) - (—) II (1+) - (3) III (2) - (3 $^1/_2$) IV (3 $^1/_4$) - (1) V. Pliegue tarsal notable, de extensión variable. Coloración en fijador: gris oscuro dorsalmente y castaño ventralmente.

Telmatobius ceiorum

Laurent, 1970 (Fig. 3)

Etimología: *ceiorum* = sustantivo en modo genitivo plural de [José M. y Roberto]

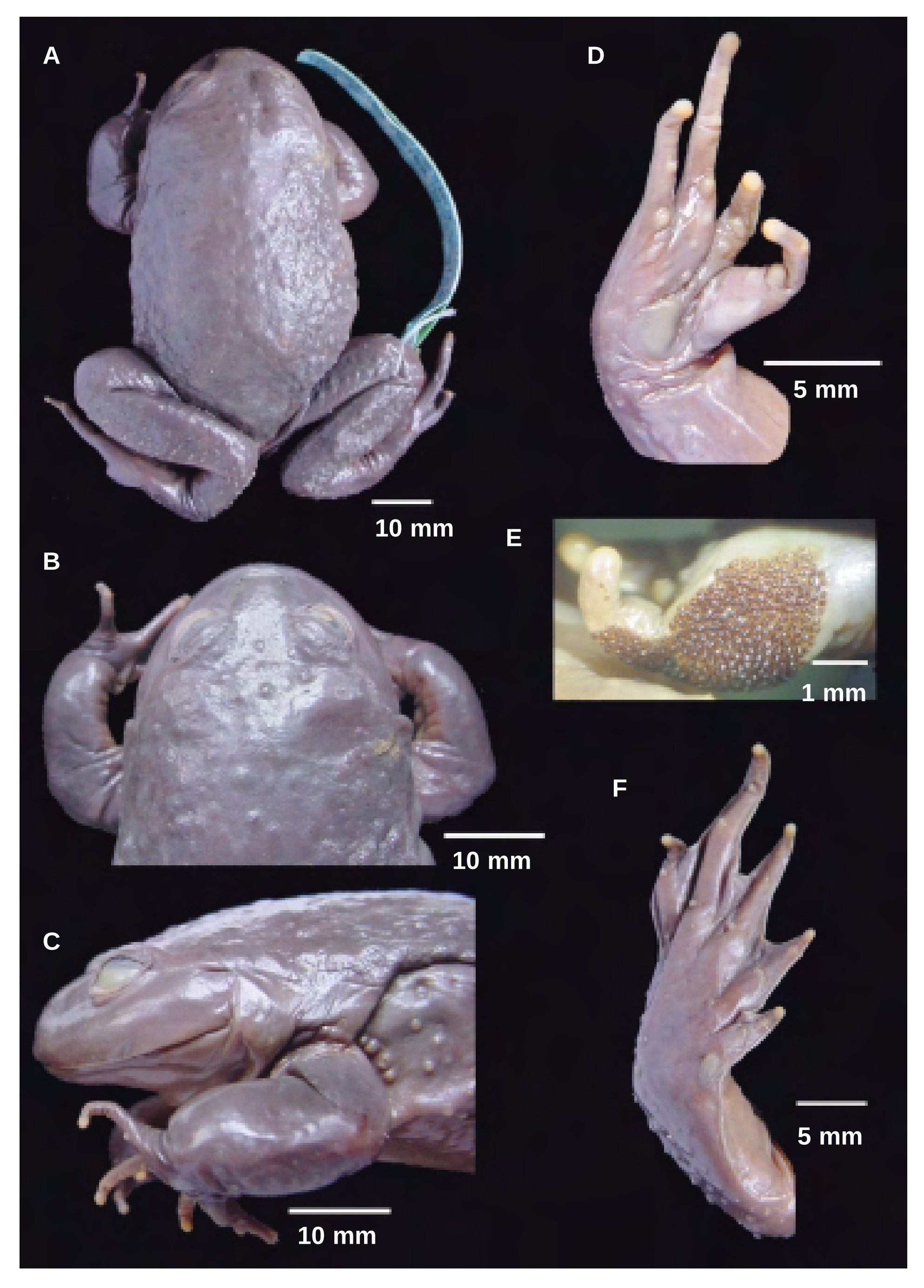


FIGURA 2. *Telmatobius atacamensis.* (A) Vista dorsal. (B) Cabeza en vista dorsal. (C) Cabeza en vista lateral. (D) Mano en vista palmar. (E) Detalle de callosidades nupciales. (F) Pata en vista plantar.

FIGURE 2. *Telmatobius atacamensis.* (A) Dorsal view. (B) Head in dorsal view. (C) Head in lateral view. (D) Palmar surface. (E) Detail of the nuptial pads. (F) Plantar surface.

Cei, herpetólogo ítalo-argentino y paleontólogo argentino respectivamente.

Tipo portador de nombre: FML 01372, hembra adulta.

Localidad tipo: Proximidades de La Banderita (27° 08' S, 66° 02' W), Catamarca, Argentina.

Distribución: La especie ha sido reportada para diversas localidades de selva de montaña de los Nevados del Aconquija y Cumbres Calchaquíes de las provincias de Catamarca y Tucumán, Argentina, entre los 1500-2200 m.

Citas: ALTIG & JOHNSTON (1986), BERTONATTI (1994), CEI (1980, 1987), CHEBEZ (1994), FROST (1985), GALLARDO (1987a, b), GALLARDO & VARELA DE OLMEDO (1992), HAAS (1995), HARDING (1983), LAURENT (1970a, b, 1973), LAURENT & TERÁN (1981), LAVILLA (1984a, 1994 "1992", 2001), LAVILLA & CEI (2001), LAVILLA & FABREZI (1993 "1990"), LAVILLA & MANZANO (1995), LAVILLA & SCROCCHI (1992), LAVILLA *et al.* (1993, 2000a, b), LYNCH (1978).

Caracterización: Material examinado: FML 01372 (holotipo hembra), FML 01373 (macho adulto). LT: 55.09 mm. Cabeza: largo 17.16 mm, ancho 18.57 mm, índice cefálico 1.08. Hocico acuminado en vista dorsal. Narinas varían de redondeadas a contorno irregular. *Canthus rostralis* marcado; región loreal deprimida. Anillo timpánico evidente. Protuberancias postoculares ausentes. Glándula postcomisural evidente. Pliegue supratimpánico marcado. Piel dorsal generalmente lisa, sin espinas; puede presentar pequeñas verrugas aplanadas hacia la parte posterior. Piel ventral lisa. Pliegue axilar ausente. Pliegue suprahumeral ausente. Espinas nupciales grandes, ubicadas sobre las caras lateral y dorsal del pulgar. Se disponen separadas, con amplios espacios descubiertos entre ellas. Densidad media $9/mm^2$. Tubérculo metacarpal externo subcuadrangular y mayor que el interno, elíptico y alargado. Longitud relativa de los dedos de las manos: 3 > 1 > 4 > 2. Miembros posteriores (Tibia + Pie) 120.17% de LT. Tubérculos metatarsales desarrollados, el interno mayor que el externo. Fórmula palmar: I (2) - (2 $^{2}/_{3}$) II (1 $^{2}/_{3}$) - (3 $^{1}/_{4}$) III (2 $^{2}/_{3}$) - (3 $^{3}/_{4}$) IV (3 $^{2}/_{3}$) - (2) V. Pliegue tarsal variable, ausente hasta ocupando 3/4 de la longitud del tarso. Color en fijador: dorsalmente castaño violáceo, con manchas pequeñas. Ventralmente variable, uniforme o con manchas claras con la región ventral de los miembros siempre manchada.

Telmatobius contrerasi
Cei, 1977

Etimología: *contrerasi* = sustantivo en modo genitivo de [Julio Rafael] Contreras, zoólogo argentino, colector de la serie tipo.

Tipo portador de nombre: IBA-UNC 2420 (1), macho adulto.

Localidad tipo: Arroyos en el Cerro Madrid (29° 39' S, 68° 36' W, 3050 m), Valle del río Gualcamayo, San Juan, Argentina.

Distribución: Conocida solamente para la localidad tipo.

Comentarios: En colecciones existen solamente tres ejemplares de esta especie, el holotipo y dos paratipos (IBA-UNC 02430-2/-3), provenientes de la misma localidad del holotipo. Es el taxón más austral conocido para el género *Telmatobius*.

Citas: BERTONATTI (1994), CEI (1980, 1987), CEI & CASTRO (1978), CHEBEZ (1994), FROST (1985), GALLARDO (1987a, b), GALLARDO & VARELA DE OLMEDO (1992), HARDING (1983), LAVILLA (1994 "1992", 2001), LAVILLA & CEI (2001), LAVILLA *et al.* (2000a), LYNCH (1986).

Caracterización: Sintetizada a partir de la descripción original (CEI, 1977). LT: 42 mm. Cabeza casi un tercio de la longitud total, más ancha que larga. Hocico redondeado en vista dorsal. Narinas: sin datos en la descripción original. *Canthus rostralis*

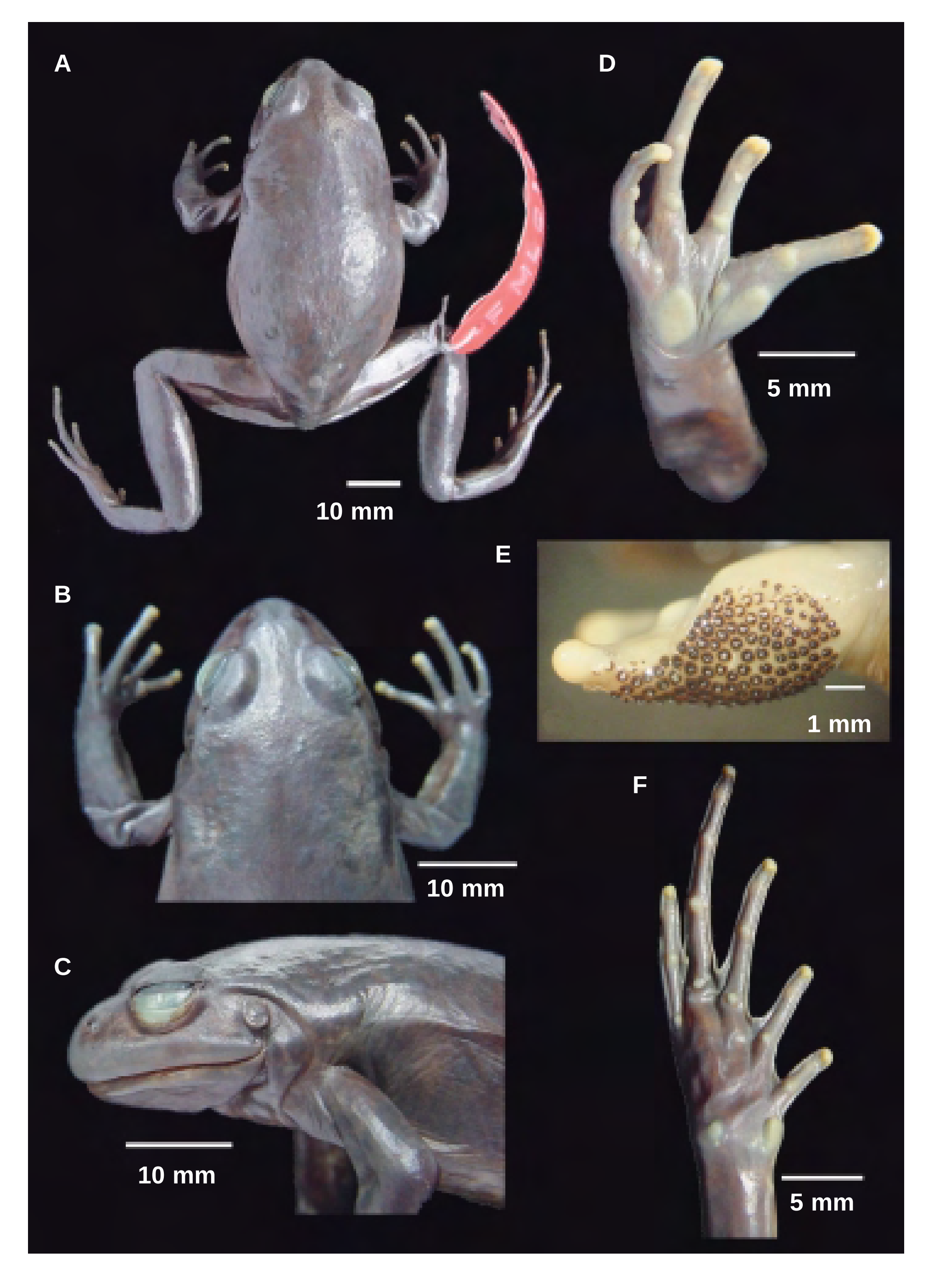


Figura 3. *Telmatobius ceiorum.* (A) Vista dorsal. (B) Cabeza en vista dorsal. (C) Cabeza en vista lateral. (D) Mano en vista palmar. (E) Detalle de callosidades nupciales. (F) Pata en vista plantar.

Figure 3. *Telmatobius ceiorum.* (A) Dorsal view. (B) Head in dorsal view. (C) Head in lateral view. (D) Palmar surface. (E) Detail of the nuptial pads. (F) Plantar surface.

obtuso, no evidente; región loreal ligeramente cóncava. Anillo timpánico poco evidente. Protuberancias postoculares y glándulas postcomisurales: sin datos en la descripción original. Pliegue supratimpánico débil, llega hasta la axila. Piel dorsal porosa, con verrugas cónicas escasas y diminutas; ventralmente lisa. Pliegue axilar: sin datos en la descripción original. Superficie ventral de los miembros anteriores y de los fémures amarilla, manchas grisáceas. Pliegue suprahumeral: sin datos en la descripción original. Espinas nupciales: presentes, negras. Tubérculos metacarpales algo agrandados. Longitud relativa de los dedos de las manos: 3 > 4 > 1 > 2. Longitud de los miembros posteriores (Tibia + Pie) con respecto a LT: sin datos en la descripción original. Tubérculos metatarsales poco desarrollados. Palmadura: cubre aproximadamente la mitad de los dedos. Pliegue tarsal débil. Color en fijador: dorsalmente gris oscuro, con manchas irregulares o circulares claras en los flancos e ingle. Ventralmente gris pálido con manchas blanquecinas tenues en garganta y pecho.

Telmatobius hauthali
Koslowsky, 1895 (Fig. 4)

Etimología: Sustantivo en modo genitivo de Hauthal (Rodolfo), geólogo germano-argentino.

Tipo portador de nombre: No definido en la descripción original. Dada la ausencia de material atribuible a este taxón en la colección del Museo de La Plata, donde Koslowsky depositó el material sobre el cual basó su descripción (VELLARD, 1946, analizó dos ejemplares), LAURENT & LAVILLA (1986) designaron a FML 3264/9 (hembra adulta) como neotipo.

Localidad tipo: Arroyo Aguas Calientes (27° 14’ S, 68° 16’ W), cerca de Cazadero Grande, Tinogasta, Catamarca, Argentina, 4020 m.

Distribución: Conocido solamente de la localidad tipo.

Comentarios: BERG (1896/97) puso en duda la validez de esta especie y FERNÁNDEZ (1926) la incluyó en la sinonimia de *T. aemaricus*. Revalidada, sin comentarios, por FREIBERG (1942). El material de Colpayo, Trancas, Tucumán, referido por VELLARD (1946) a esta especie (FML 00312) está perdido. El epíteto específico fue utilizado en diversas combinaciones para identificar distintas especies de este género, incluyendo: *Telmatobius hauthali* (*sensu stricto*), *T. hauthali laticeps* (véase Comentarios en *T. laticeps*), *T. hauthali pisanoi* (véase Comentarios en *T. pisanoi*) y *T. hauthali schreiteri* (véase Comentarios en *T. schreiteri*).

Citas: Se incluyen solamente las citas referidas a *T. hauthali* en sentido estricto. BARBOUR & NOBLE (1920), BERG (1896/97), BERTONATTI (1994), CEI (1956, 1987), CHEBEZ (1994), FERNÁNDEZ (1926), FREIBERG (1942), FROST (1985), GALLARDO & VARELA DE OLMEDO (1992), KOSLOWSKY (1895), LAURENT & LAVILLA (1986), LAVILLA (1984b, 1994 “1992”, 2001), LAVILLA & CEI (2001), LAVILLA *et al.* (2000a), MACEDO (1960), NIEDEN (1923), VELLARD (1946, 1951).

Caracterización: Material examinado: FML 3264/9 (neotipo hembra), FML 03264 (macho adulto). LT: 63.80 mm. Cabeza: largo 20.39 mm, ancho 25.31 mm, índice cefálico 1.24. Hocico redondeado. Narinas redondeadas. *Canthus rostralis* poco marcado; región loreal deprimida. Anillo timpánico no evidente. Protuberancias postoculares presentes. Glándula postcomisural evidente. Pliegue supratimpánico poco marcado. Piel dorsal sin verrugas; con espinas muy pequeñas distribuidas uniformemente en el dorso, que le brinda un aspecto granuloso. Piel ventral lisa. Pliegue axilar ausente. Pliegue suprahumeral ausente. Espinas nupciales muy pequeñas, ubicadas sobre las caras ventral, lateral y dor-

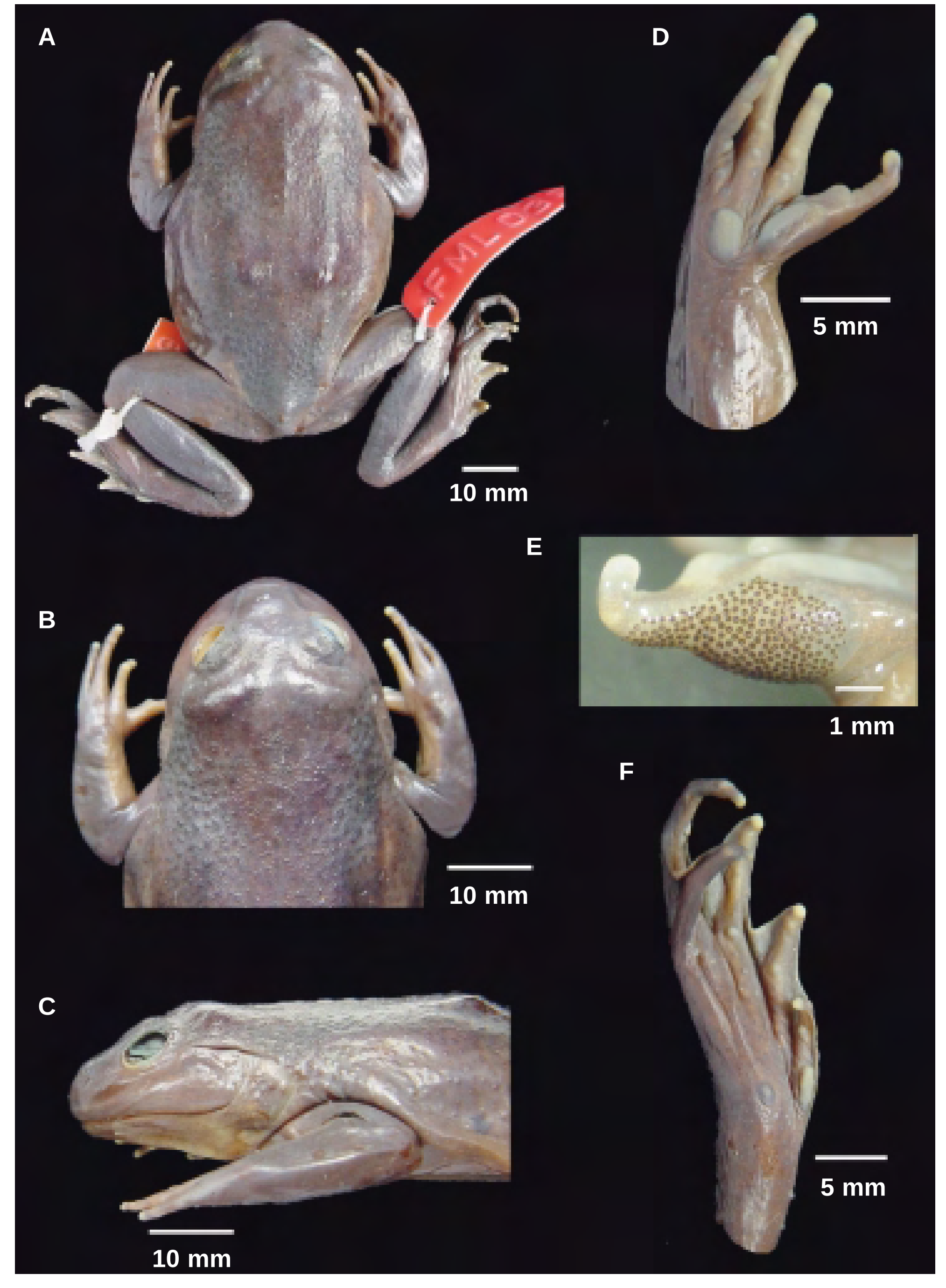


FIGURA 4. *Telmatobius hauthali.* (A) Vista dorsal. (B) Cabeza en vista dorsal. (C) Cabeza en vista lateral. (D) Mano en vista palmar. (E) Detalle de callosidades nupciales. (F) Pata en vista plantar.

FIGURE 4. *Telmatobius hauthali.* (A) Dorsal view. (B) Head in dorsal view. (C) Head in lateral view. (D) Palmar surface. (E) Detail of the nuptial pads. (F) Plantar surface.

sal del pulgar; no cubren el tubérculo metacarpal interno. Se disponen separadas, dejando mucha superficie descubierta entre ellas. Densidad media: 30/mm^2. Tubérculo metacarpal externo subrectangular; el interno elíptico y muy alargado; subiguales. Longitud relativa de los dedos de las manos: 3 > 1 > 4 > 2. Miembros posteriores (Tibia + Pie) 116.71% de LT. Tubérculo metatarsal interno más desarrollado que el externo. Fórmula palmar: I (1) - ($2^1/_3$) II (1) - ($2^3/_4$) III (2) - ($3^1/_2$) IV ($3^1/_4$) - ($1\ ^1/_2$) V. Pliegue tarsal notable, sobrepasa la mitad del tarso. Color en fijador: dorsalmente gris oscuro. Ventralmente castaño claro, con la región ventral de los miembros con manchas más claras.

Telmatobius hypselocephalus

Lavilla & Laurent, 1988 (Fig. 5)

Etimología: Gr. *hypselos* = alto + Gr. *kephale* = cabeza.

Tipo portador de nombre: FML 03768.

Localidad tipo: El Angosto, 6 km S de El Moreno (23° 52' S, 65° 48' W), 3600 m, Jujuy, Argentina.

Distribución: Conocida de dos localidades del Departamento Tumbaya, Jujuy, Argentina: El Moreno (3500 m) y El Angosto (3600 m).

Comentarios: En El Moreno ocurre en simpatría con *Telmatobius platycephalus*.

Citas: Bertonatti (1994), Gallardo & Varela de Olmedo (1992), Lavilla (1994 "1992", 2001), Lavilla & Cei (2001), Lavilla & Laurent (1988a), Lavilla *et al.* (2000a).

Caracterización: Material examinado: FML 03768 (holotipo hembra), FML 03767 (macho adulto). LT: 58.12 mm. Cabeza: largo 17.16 mm, ancho 18.57 mm, índice cefálico 1.08. Hocico redondeado en hembras y ovalado-acuminado en machos. Narinas redondeadas. *Canthus rostralis* poco marcado; región loreal levemente deprimida. Anillo timpánico evidente en el holotipo, no en ejemplares de menor tamaño. Protuberancias postoculares ausentes. Glándula postcomisural evidente. Pliegue supratimpánico poco marcado. Piel dorsal con verrugas aplanadas, con espinas córneas muy pequeñas. Piel ventral lisa, con espinillas córneas a ambos lados del pecho en machos y hembras. Pliegue axilar presente. Pliegue suprahumeral ausente. Espinas nupciales pequeñas, ubicadas sobre las caras lateral y dorsal del pulgar; se disponen muy próximas, dejando poca superficie descubierta entre sí. Densidad media: 25/mm^2. Tubérculo metacarpal externo redondeado y de tamaño similar al interno, alargado. Longitud relativa de los dedos de las manos: 3 > 1 > 4 > 2. Miembros posteriores (Tibia + Pie) 106.16% de LT. Tubérculo metatarsal interno más desarrollado que el externo, que es muy pequeño y puntiforme. Fórmula palmar: I ($1^1/_2$) - ($2^2/_3$) II ($2^2/_3$) - ($3^1/_4$) III ($2^1/_2$) - ($3^2/_3$) IV ($3^1/_3$) - ($1^3/_4$) V. Pliegue tarsal varía entre ausente y ocupando la mitad del tarso. Color en fijador: dorsalmente castaño oscuro, con manchas pequeñas y redondeadas poco evidentes. Ventralmente levemente más claros que el dorso. Miembros posteriores con manchas difusas.

Telmatobius laticeps

Laurent, 1977 (Fig. 6)

Etimología: L *latus* = ancho, amplio + L *-ceps*, derivado de *caput,* cabeza.

Tipo portador de nombre: FML 02255, hembra adulta.

Localidad tipo: km 78, camino a Tafí del Valle, Tucumán, Argentina (coordenadas de Tafí del Valle: 26° 52' S, 65° 41' W).

Distribución: Diversas localidades del valle de Tafí en Tucumán, Argentina: Tafí del Valle, El Mollar, El Rincón, El Infiernillo (vertiente SE), campo Las Carreras, Puesto Muñoz, y quebrada del Alazán, entre los 1900-3100 m. Dos ejemplares (FML 02559)

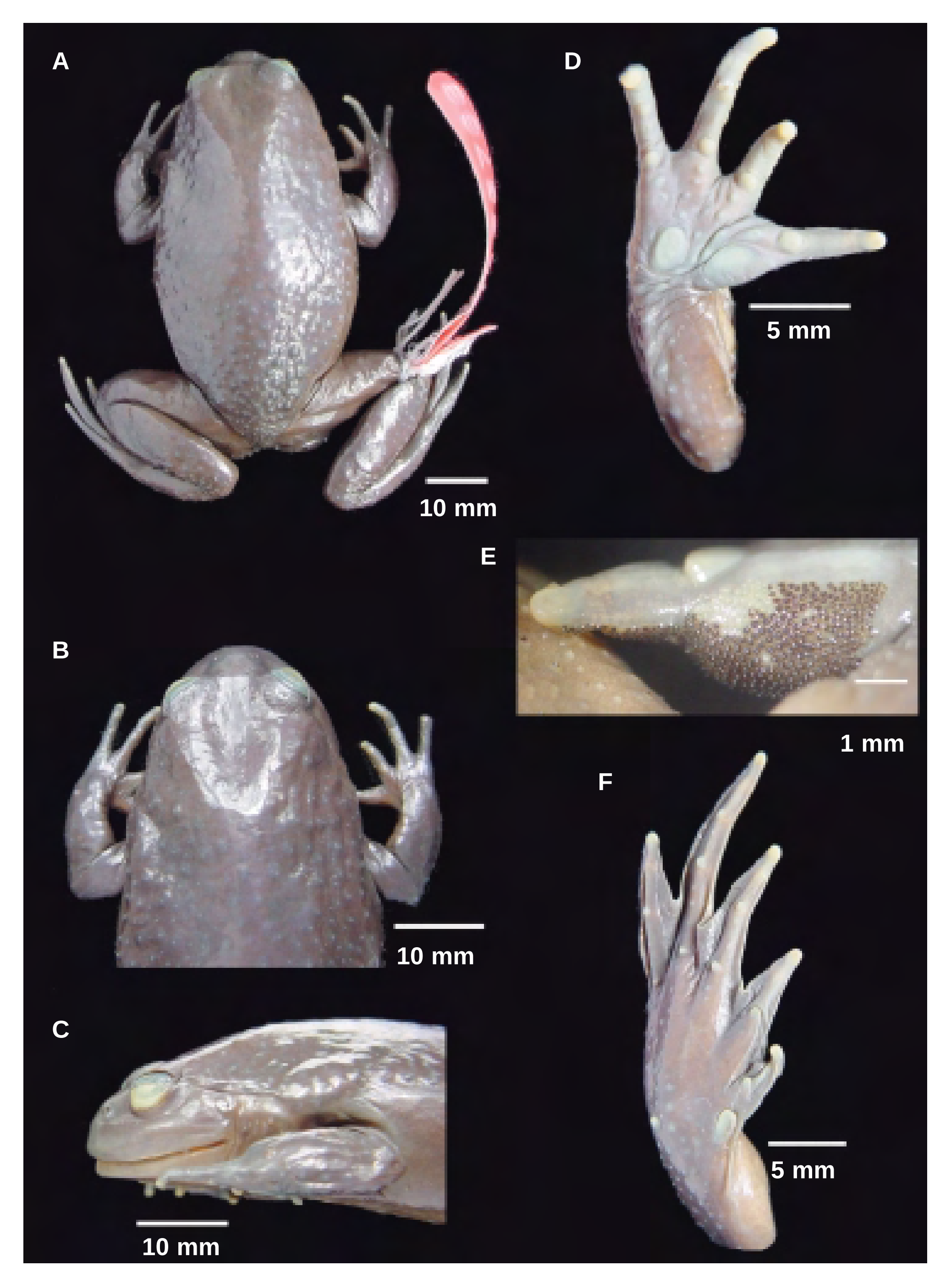


Figura 5. *Telmatobius hypselocephalus.* (A) Vista dorsal. (B) Cabeza en vista dorsal. (C) Cabeza en vista lateral. (D) Mano en vista palmar. (E) Detalle de callosidades nupciales. (F) Pata en vista plantar.

Figure 5. *Telmatobius hypselocephalus.* (A) Dorsal view. (B) Head in dorsal view. (C) Head in lateral view. (D) Palmar surface. (E) Detail of the nuptial pads. (F) Plantar surface.

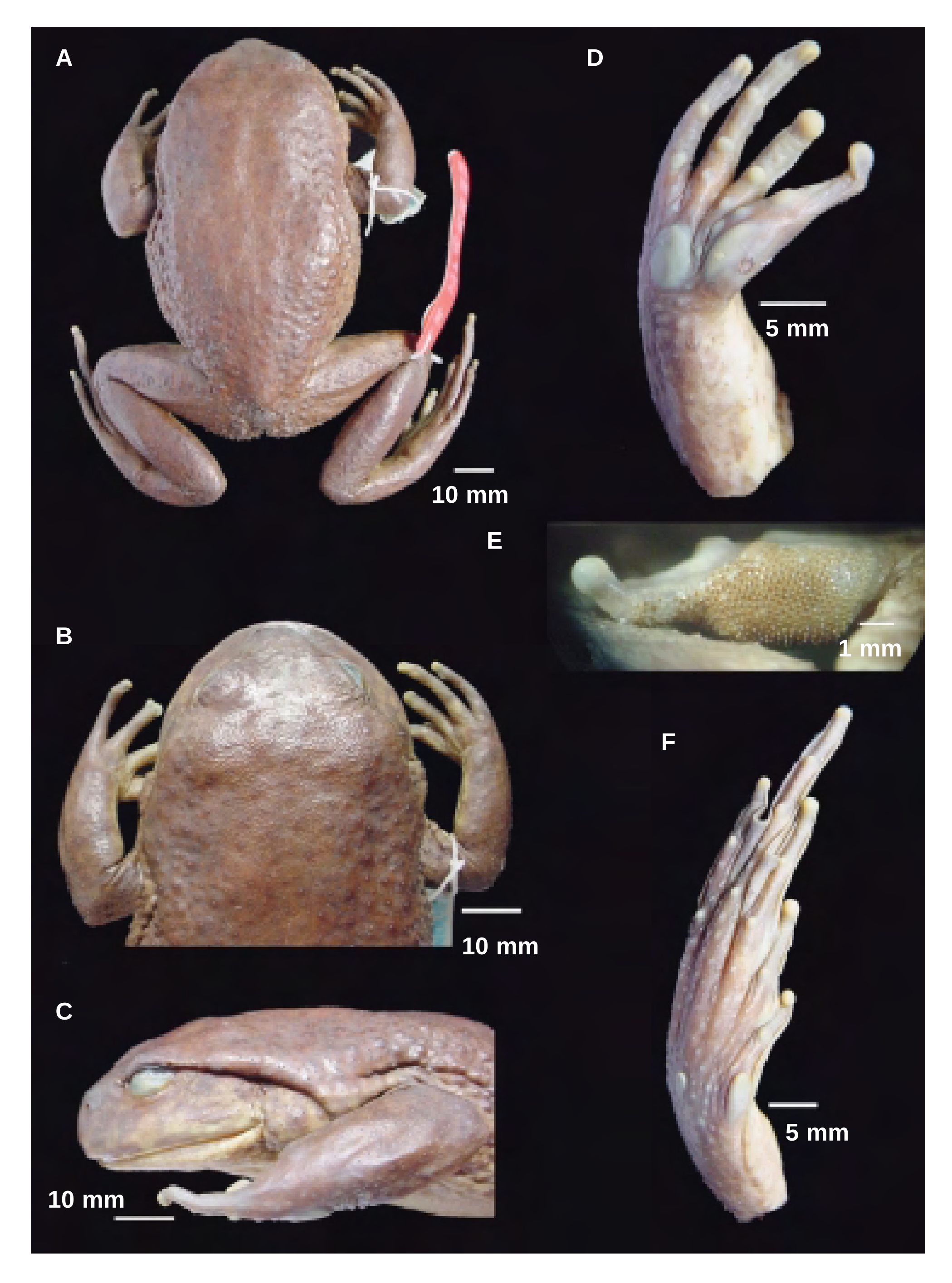


Figura 6. *Telmatobius laticeps.* (A) Vista dorsal. (B) Cabeza en vista dorsal. (C) Cabeza en vista lateral. (D) Mano en vista palmar. (E) Detalle de callosidades nupciales. (F) Pata en vista plantar.
Figure 6. *Telmatobius laticeps.* (A) Dorsal view. (B) Head in dorsal view. (C) Head in lateral view. (D) Palmar surface. (E) Detail of the nuptial pads. (F) Plantar surface.

se registraron en el río Los Sosa en ambientes selváticos, probablemente arrastrados por la corriente desde el valle de Tafí.

Comentarios: La historia nomenclatorial de esta especie es compleja. Cuando Vellard (1946) describió *T. schreiteri*, refirió bajo este nombre a un conjunto heterogéneo de individuos, con ejemplares procedentes de Anjullón (La Rioja) y de Tafí del Valle (Tucumán). Laurent (1977) determinó que las formas tucumanas pertenecían a una nueva entidad, a la que denominó *Telmatobius hauthali laticeps* (véase Comentarios bajo *Telmatobius schreiteri*). Laurent & Terán (1981) lo elevaron a rango específico. En la literatura este taxón aparece bajo cuatro nombres diferentes: *Telmatobius schreiteri, T. hauthali schreiteri, T. hauthali laticeps* y *T. laticeps* (véase Citas, más abajo).

Citas: Como *T. schreiteri*: Barbieri (1954a, b), Cei (1949, 1965), Pisanó (1954/57, 1955, 1957), Rengel (1949). Como *T. hauthali schreiteri*: Cei (1970), Gallardo (1962), Laurent (1970b), Macedo (1960), Pisanó (1958), Pisanó & Adler (1968), Pisanó & Legname (1957/58), Pisanó & Rengel (1954, 1970), Rengel (1962). Como *T. hauthali*: Bottari (1972), Cei (1980), Gallardo (1987a), Rengel & Pisanó (1977). Como *T. hauthali laticeps*: Cei (1980), Gallardo & Varela de Olmedo (1992), Laurent (1977), Manzur (1978). Como *T. laticeps*: Cei (1987), Chebez (1994), Frost (1985), Haas (1995), Laurent & Terán (1981), Lavilla (1984a, 1994 “1992”, 2001), Lavilla & Cei (2001), Lavilla & Fabrezi (1993 “1990”), Lavilla *et al.* (1993, 2000a, b), Montero & Pisanó (1990, 1992 “1991”), Rengel *et al.* (1988a, b).

Caracterización: Material examinado: FML 02255 (holotipo hembra), FML 02418 (macho adulto). LT: 85.09 mm. Cabeza: largo 26.92 mm, ancho 35.82 mm, índice cefálico 1.33. Hocico redondeado en vista dorsal. Narinas redondeadas. *Canthus rostralis* poco marcado; región loreal plana. Anillo timpánico no evidente. Protuberancias postoculares ausentes. Glándula postcomisural evidente. Pliegue supratimpánico marcado. Piel dorsal verrugosa y de aspecto espinoso; las verrugas están rematadas por una espina córnea. Piel ventral con pequeñas espinas en todo el vientre. Pliegue axilar ausente. Pliegue suprahumeral presente. Espinas nupciales pequeñas, ubicadas sobre las caras lateral y dorsal del pulgar. Se disponen separadas, dejando poca superficie descubierta entre ellas. Densidad media: 23/mm^2. Tubérculo metacarpal externo redondeado, de tamaño mayor al interno, elíptico. Longitud relativa de los dedos de las manos: 3 > 1 > 4 > 2. Longitud de los miembros posteriores (Tibia + Pie) 124.22% de LT. Tubérculo metatarsal interno más desarrollado que el externo. Fórmula palmar: I (1 $^{1}/_{4}$) - (2$^{1}/_{3}$) II (1) - (3) III (2–) - (3$^{1}/_{3}$) IV (3) - (1$^{1}/_{2}$) V. Pliegue tarsal notable, ocupa menos de la mitad del tarso. Color en fijador: dorsalmente castaño rojizo, ventralmente amarillento. Región ventral de los miembros con manchas.

Telmatobius marmoratus
(Duméril & Bibron, 1841)

Etimología: L *marmor* = mármol + L *-atus* = que posee naturaleza de.

Tipo portador de nombre: No definido en la descripción original. MNHNP 4534 y 4536, adultos, no sexados; 4535, larva. Los sintipos del Museo de Paris también llevan los números 759 (adulto), 759-1 (larva) y 759-2 (adulto).

Localidad tipo: Guasacona, Chile, en la descripción original. Guasacona (14° 55’ S, 70° 07’ W), cerca de Azángaro, al norte de Puno, Perú, *fide* Vellard (1951).

Distribución: Santa Catalina, Abra Pampa y La Quiaca (Jujuy), 3300-4000 m.

Comentarios: PHILIPPI (1902) fue el primero en reconocer el error de ubicación de la localidad tipo, cuando señaló que el colector de la muestra original, "Pentland no estuvo, en cuanto sé, nunca en Chile, i en esta República no existe ningún lugar de nombre Guasacona." [*sic*]. La especie fue citada para la República Argentina por PARKER (1940) para Santa Catalina, CEI (1959) para los alrededores de Abra Pampa y GALLARDO (1962) para La Quiaca, todas localidades en la Provincia de Jujuy, aunque sin atribuirlas a ninguna de las subespecies conocidas. GALLARDO (1962) atribuyó a este taxón las poblaciones de El Moreno referidas por ANDERSSON (1906) como *Telmatobius jelskii* y que LAVILLA & LAURENT (1988a) y LAURENT & LAVILLA (1991 "1990") describieran como *Telmatobius hypselocephalus* y *T. platicephalus*, así como las citadas por FERNÁNDEZ (1926) como *T. aemaricus*, procedentes de Valle Cueva (Iturbe, Jujuy).

Citas: Se incluyen solamente las citas para las poblaciones presentes en la República Argentina. BOTTARI (1972), CEI (1959, 1980, 1987), CHEBEZ (1994), GALLARDO (1962, 1987a, b), GALLARDO & VARELA DE OLMEDO (1992), LAURENT (1970b), LAVILLA (1994 "1992", 2001), LAVILLA & CEI (2001), LAVILLA *et al.* (2000a), PARKER (1940).

Sinónimos (poblaciones Argentinas):

Telmatobius aemaricus
(Cope, 1874)

Etimología: Gr. *aema* = viento + Gr. *ikos* = perteneciente a.

Tipo portador de nombre: Dos individuos, sin identificación.

Localidad tipo: Lago Titicaca (?).

Comentarios: Descrito originalmente como *Cyclorhamphus aemaricus* (enmienda injustificada para *Cycloramphus*), transferido a *Telmatobius* por BOULENGER (1882), y considerado como sinónimo de *T. marmoratus* sensu lato por PARKER (1940). FERNÁNDEZ (1926) consideró a *T. hauthali* en la sinonimia de este taxón.

Telmatobius oxycephalus
Vellard, 1946 (Fig. 7)

Etimología: Gr. *oxys* = agudo + Gr. *kephale* = cabeza

Tipo portador de nombre: FML 00225, macho adulto.

Localidad tipo: Cerro de la Escalera, 3800 m, Salta, Argentina.

Distribución: Selvas de montaña de las provincias de Salta y Jujuy, 1400-2650 m.

Comentarios: "Cerro de la Escalera" es un topónimo de uso restringido y no ha sido posible aún identificar esta localidad. Basado en lotes coleccionados en fechas muy próximas a las del material tipo se presume que la localidad tipo se ubicaría en las proximidades de San Andrés y Santa Cruz, a mitad de camino entre Orán y el Abra de Zenta. LAURENT (1977) consideró a *T. barrioi* como sinónimo de *T. oxycephalus*.

Citas: ALTIG & JOHNSTON (1986), BERTONATTI (1994), CEI (1956, 1980, 1987), COMBES & LAURENT (1978, 1979), CHEBEZ (1994), FROST (1985), GALLARDO (1962, 1987a, b), GALLARDO & VARELA DE OLMEDO (1992), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), LAURENT (1970a, b, 1977), LAVILLA (1994 "1992", 2001), LAVILLA & CEI (2001), LAVILLA & MANZANO (1995), LAVILLA *et al.* (2000a, b), LYNCH (1978, 1986), MACEDO (1960), MAXSON & HEYER (1982), OLROG (1973), VELLARD (1946, 1951).

Caracterización: Material examinado: dado el mal estado del ejemplar FML 00225, la caracterización siguiente está basada en el ejemplar FML 01369, holotipo macho del sinónimo *T. barrioi*. LT: 46.36 mm. Cabeza: largo 13.75 mm, ancho 16.16 mm índice cefálico 1.18. Hocico ovalado-acuminado en vista dorsal. Narinas elípticas. *Canthus rostralis* poco marcado; región loreal deprimida.

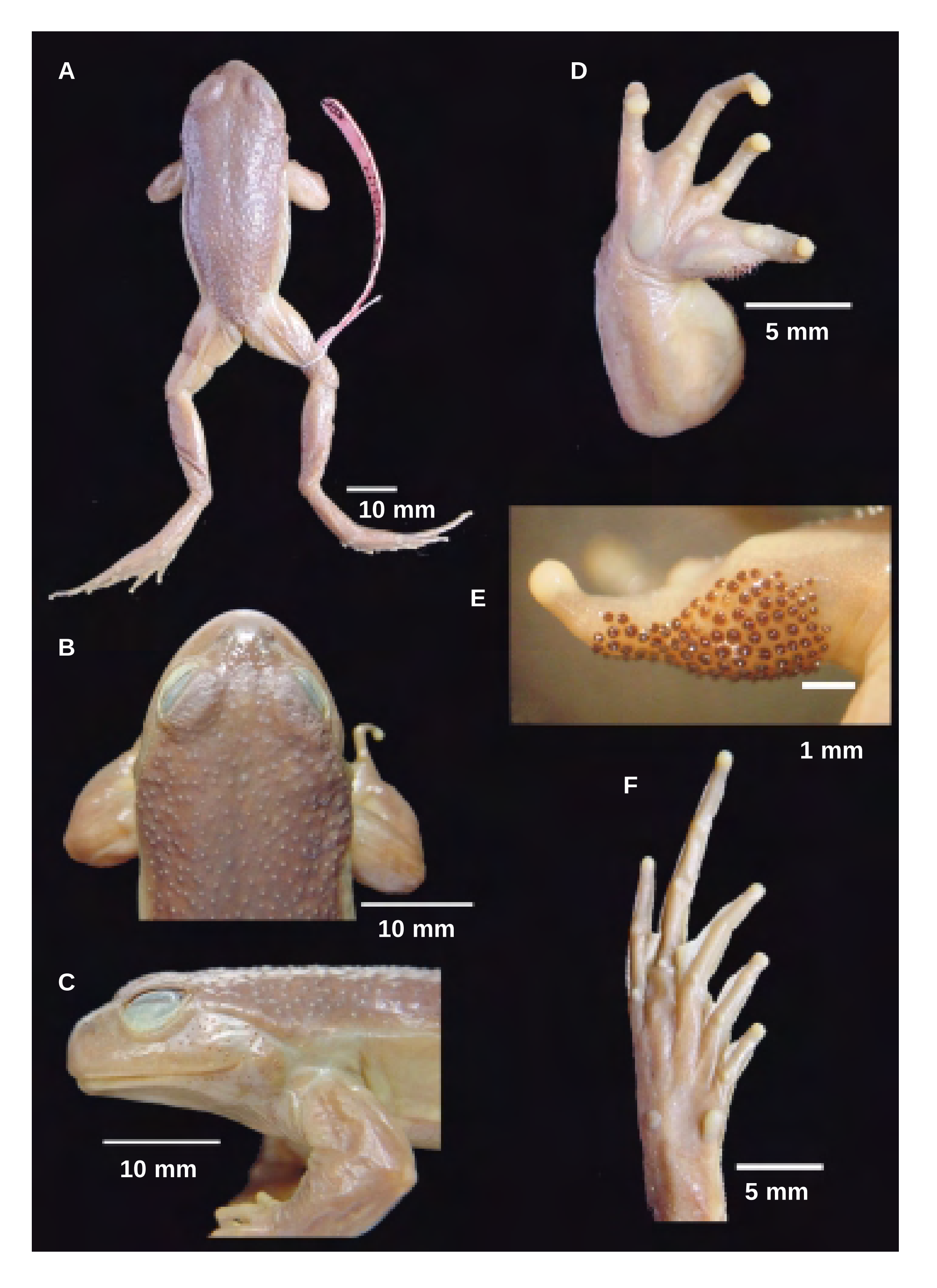


FIGURA 7. *Telmatobius oxycephalus.* (A) Vista dorsal. (B) Cabeza en vista dorsal. (C) Cabeza en vista lateral. (D) Mano en vista palmar. (E) Detalle de callosidades nupciales. (F) Pata en vista plantar.

FIGURE 7. *Telmatobius oxycephalus.* (A) Dorsal view. (B) Head in dorsal view. (C) Head in lateral view. (D) Palmar surface. (E) Detail of the nuptial pads. (F) Plantar surface.

Anillo timpánico no evidente. Protuberancias postoculares ausentes. Glándula postcomisural evidente. Pliegue supratimpánico marcado. Piel dorsal con verrugas rematadas por espinas córneas con excepción de los miembros, que son espinosos y carecen de verrugas. Piel ventral lisa y sin espinas. Pliegue axilar ausente. Pliegue suprahumeral ausente. Espinas nupciales grandes, ubicadas sobre las caras lateral y dorsal del pulgar; se disponen separadas, dejando mucha superficie descubierta entre ellas. Densidad media: 9/mm^2. Tubérculo metacarpal externo ovalado, de tamaño pequeño y similar al interno, elíptico. Longitud relativa de los dedos de las manos: 3 > 1 = 4 > 2. Longitud de los miembros posteriores (Tibia + Pie) 124.85% de LT. Tubérculo metatarsal interno levemente mayor que el externo. Fórmula palmar: I (—) - (—) II (1$^3/_4$) - (3$^1/_2$) III (2$^1/_2$) - (3$^3/_4$) IV (3$^2/_3$) - (1$^1/_4$)V. Pliegue tarsal apenas notable. Color en fijador: dorsalmente castaño-rojizo; ventralmente crema, miembros posteriores manchados. En la cara posterior de los muslos puede verse un límite marcado entre ambas tonalidades.

Sinónimos: ***Telmatobius barrioi***
Laurent, 1970

Etimología: *barrioi* = sustantivo en modo genitivo de [Avelino] Barrio, herpetólogo argentino.

Tipo portador de nombre: FML 01369, macho adulto.

Localidad tipo: Sierra de Calilegua (23° 25' S, 64° 54' W), "cerca del monumento de la Ruta de Calilegua a Valle Grande", Jujuy, Argentina.

Comentarios: GALLARDO (1987a, b) y GALLARDO & VARELA DE OLMEDO (1992) consideran a *T. barrioi* como especie válida, sin refutar los argumentos que llevaron a LAURENT (1977) a establecer la sinonimia. Sólo la precisa ubicación de la localidad tipo y el estudio de topotipos podrá resolver la cuestión.

Citas: CEI (1980), GALLARDO (1987a, b), GALLARDO & VARELA DE OLMEDO (1992), LAURENT (1970a, 1977), LAVILLA & KRETSZCHMAR (1998), LYNCH (1978).

Telmatobius pinguiculus
Lavilla & Laurent, 1988 (Fig. 8)

Etimología: L *pinguis* = gordo + L *-culum* = sufijo diminutivo.

Tipo portador de nombre: FML 03910, hembra adulta.

Localidad tipo: La Ciénaga (ca. 27° 30' S, 67° 00' W), cerca de Medanitos (27° 32' S, 67° 36' W), 3300 m, Catamarca, Argentina.

Distribución: Conocido sólo de la localidad tipo.

Citas: BERTONATTI (1994), GALLARDO & VARELA DE OLMEDO (1992), LAVILLA (1994 "1992", 2001), LAVILLA & CEI (2001), LAVILLA & LAURENT (1988b), LAVILLA *et al.* (2000a).

Caracterización: Material examinado: FML 03910 (holotipo hembra), FML 03920 (macho adulto). LT: 51.5 mm. Cabeza: largo 13.57 mm, ancho 18.96 mm, índice cefálico 1.40. Hocico ovalado-acuminado en vista dorsal. Narinas ovaladas. *Canthus rostralis* poco marcado; región loreal plana. Anillo timpánico no evidente. Protuberancias postoculares ausentes. Glándula postcomisural evidente. Pliegue supratimpánico marcado. Piel dorsal con pequeñas espinas negras distribuidas uniformemente. Piel ventral con espinas a ambos lados del pecho y en la zona circumabdominal. Pliegue axilar ausente. Pliegue suprahumeral ausente. Espinas nupciales medianas, ubicadas sobre las caras ventral, lateral y dorsal del pulgar; no cubren el tubérculo metacarpal interno; se disponen separadas, dejando mucha superficie descubierta entre ellas. Densidad media: 12/mm^2. Tubérculo metacarpal externo subcuadrangular, mayor que el interno, elíptico. Longitud relativa de los dedos de las manos: 3 > 1 > 4 > 2. Longitud de los miembros posteriores (Tibia + Pie) 115.50% con respecto LT. Tubérculo metatarsal interno más desarrollado que el externo. Fórmula palmar: I (1$^3/_4$) - (—) II (1$^1/_2$) - (3 +) III (2$^1/_4$) - (3$^1/_2$) IV (3$^1/_4$) - (1$^3/_4$) V. Pliegue tarsal poco notable, sobrepasa

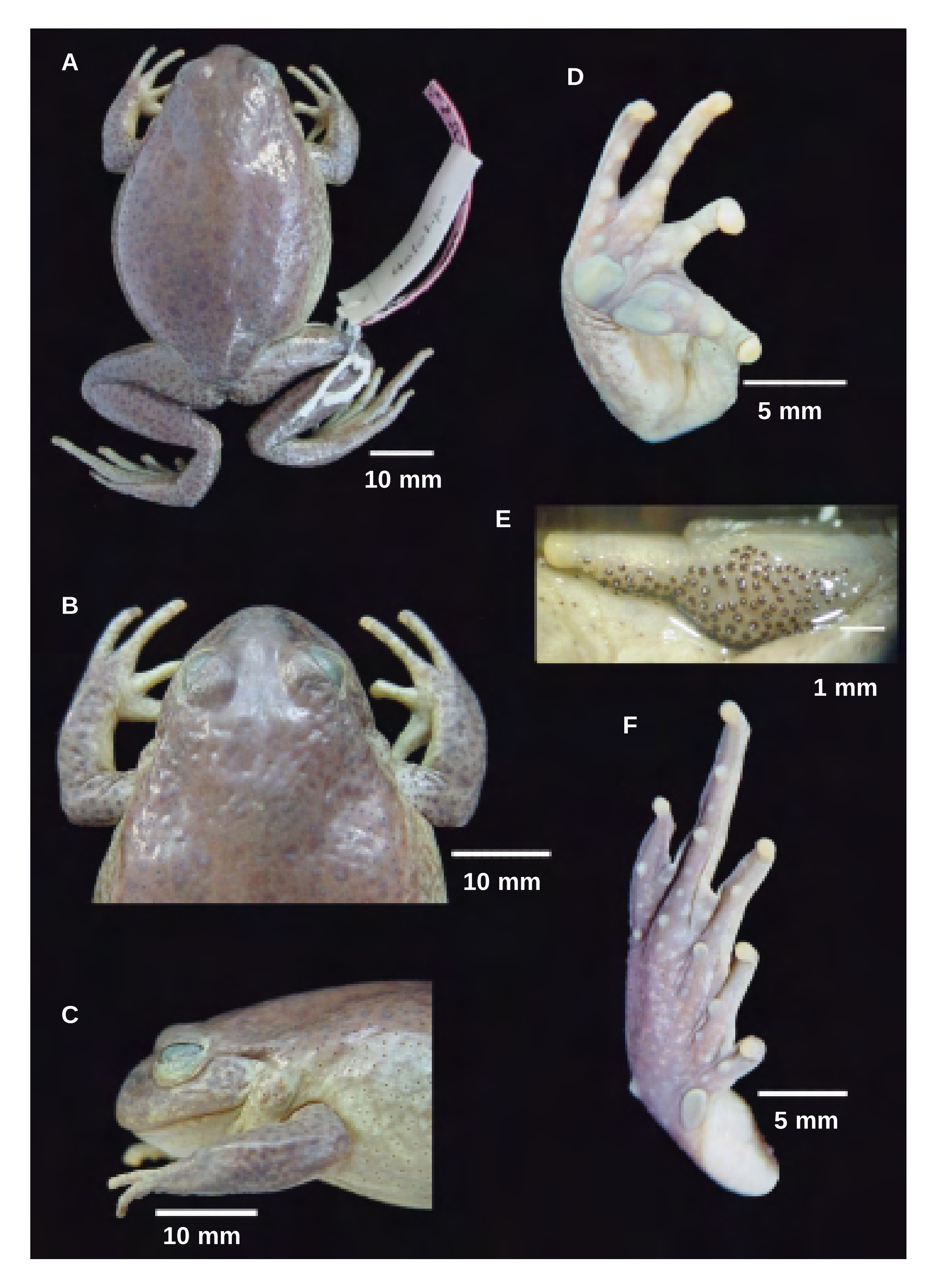


FIGURA 8. *Telmatobius pinguiculus.* (A) Vista dorsal. (B) Cabeza en vista dorsal. (C) Cabeza en vista lateral. (D) Mano en vista palmar. (E) Detalle de callosidades nupciales. (F) Pata en vista plantar.

FIGURE 8. *Telmatobius pinguiculus.* (A) Dorsal view. (B) Head in dorsal view. (C) Head in lateral view. (D) Palmar surface. (E) Detail of the nuptial pads. (F) Plantar surface.

la mitad del tarso. Color en fijador: castaño grisáceo, con puntos más oscuros alrededor de las espinas córneas. Ventralmente crema, sin manchas.

Telmatobius pisanoi

Laurent, 1977 (Fig. 9)

Etimología: Sustantivo en modo genitivo de [Armando] Pisanó, biólogo ítalo-argentino.

Tipo portador de nombre: FML 02442, macho adulto.

Localidad tipo: km 93, camino a Tafí del Valle, Argentina.

Distribución: Registrado para diversas localidades de la vertiente oeste de las Cumbres Calchaquíes, extremo N de los Nevados del Aconquija y vertiente E de la sierra del Cajón o Quilmes, cordones montañosos que limitan el valle del Yokavil en la Provincia de Tucumán. Incluyen El Infiernillo (vertiente NW), Puesto Muñoz, Rincón de Quilmes, Ciénaga Grande, ciénaga de la Laguna de los Amaicheños, río Los Corpitos y quebrada Los Cardones, 2600-4200 m.

Comentarios: Descrito originalmente como subespecie de *T. hauthali*, y elevado a status específico por Laurent & Lavilla (1986). El "camino a Tafí del Valle" mencionado en la localidad tipo corresponde a la ruta provincial 307; las coordenadas de Amaicha del Valle, la localidad importante más próxima a la localidad tipo son 26° 36' S, 65° 55' W.

Citas: Alcaide de Pucci *et al.* (1992), Cei (1980), Haas (1995), Laurent (1977), Laurent & Terán (1981), Lavilla (1984a, 1994 "1992", 2001), Lavilla & Cei (2001), Lavilla & Fabrezi (1993 "1990"), Lavilla *et al.* (1993, 2000a), Mangione de Mopty *et al.* (1992), Manzur (1978), Montero & Pisanó (1990, 1992 "1991"), Rengel *et al.* (1988b).

Caracterización: Material examinado: FML 02442 (holotipo macho), FML 02443 (hembra adulta). LT: 50.87 mm. Cabeza: largo 15.76 mm, ancho 18.32 mm, índice cefálico 1.16. Hocico ovalado-acuminado en vista dorsal. Narinas elípticas. *Canthus rostralis* poco marcado; región loreal plana. Anillo timpánico no evidente. Protuberancias postoculares ausentes. Glándula post-comisural evidente. Pliegue supratimpánico marcado. Piel dorsal con verrugas rematadas por espinas córneas. Piel ventral lisa, con espinas dispuestas en el pecho y a ambos lados del vientre. Pliegue axilar ausente. Pliegue suprahumeral presente. Espinas nupciales pequeñas ubicadas sobre las caras lateral y dorsal del pulgar. Se disponen separadas, dejando mucha superficie descubiertas entre ellas. Densidad media: $20/mm^2$. Tubérculo metacarpal externo redondeado, de tamaño similar al interno, elíptico. Longitud relativa de los dedos de las manos: 3 > 1 > 4 > 2. Longitud de los miembros posteriores (Tibia + Pie) 130.35 % de LT. Tubérculo metatarsal interno más desarrollado que el externo. Fórmula palmar: I (1) - ($2^{1}/_{4}$) II (1 +) - (3) III ($1^{3}/_{4}$) - ($3^{1}/_{3}$) IV ($3^{1}/_{3}$) - ($1^{1}/_{4}$) V. Pliegue tarsal notable, menos de la mitad del tarso. Color en fijador: dorsalmente castaño-violáceo. Ventralmente crema, liso, con los miembros manchados.

Telmatobius platycephalus

Lavilla & Laurent, 1988 (Fig. 10)

Etimología: Gr. *platys* = amplio, plano + Gr. *kephale* = cabeza.

Tipo portador de nombre: FML 03763, hembra adulta.

Localidad tipo: El Angosto, 6 km S de El Moreno (23° 52' S, 65° 48' W), Jujuy (3600 m), Argentina.

Distribución: Conocido para tres localidades muy próximas entre sí del Departamento Tumbaya, en la Provincia de Jujuy: El Angosto, El Moreno y San José de Chani, 3600-3750 m.

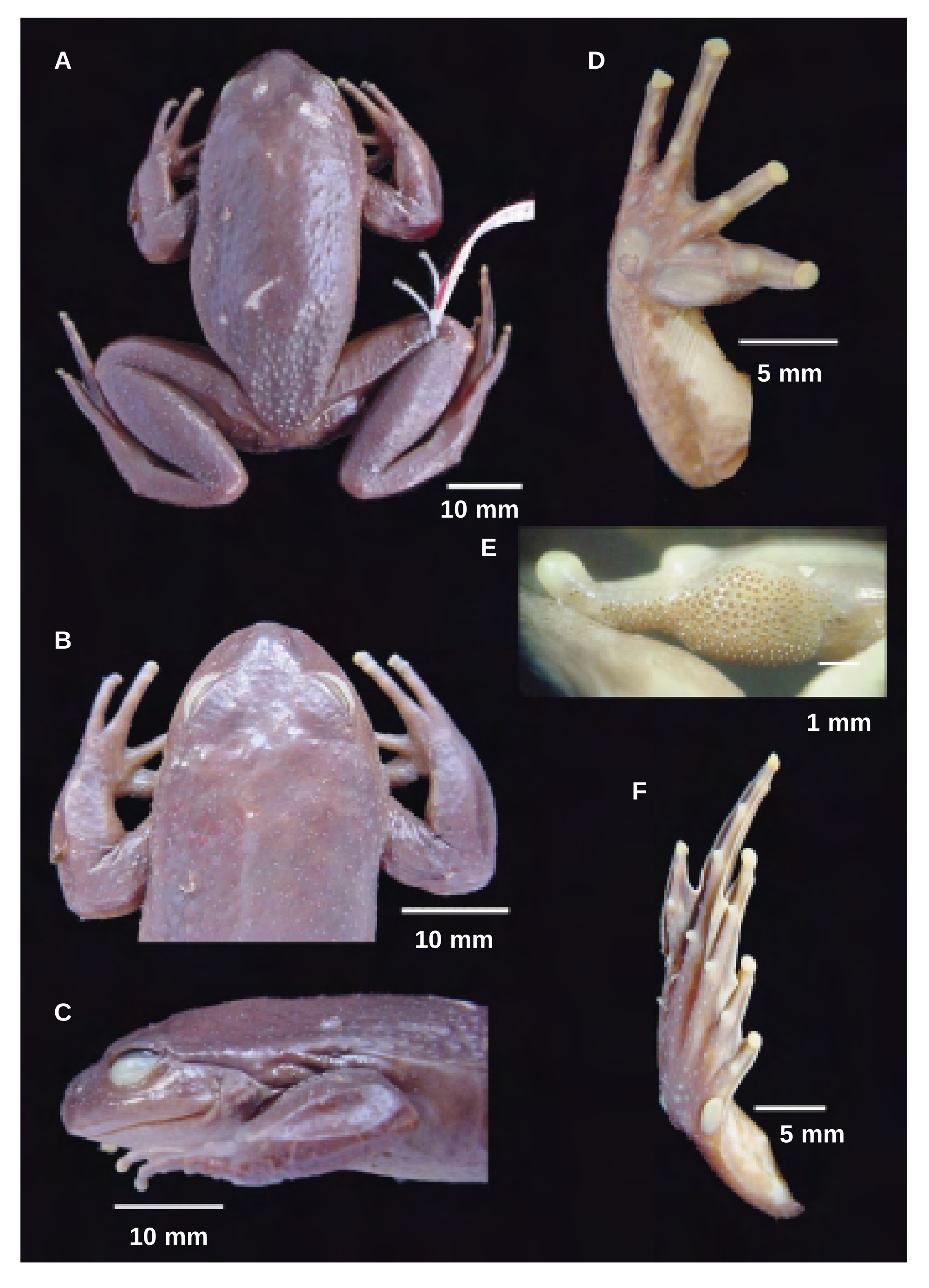


FIGURA 9. *Telmatobius pisanoi.* (A) Vista dorsal. (B) Cabeza en vista dorsal. (C) Cabeza en vista lateral. (D) Mano en vista palmar. (E) Detalle de callosidades nupciales. (F) Pata en vista plantar.

FIGURE 9. *Telmatobius pisanoi.* (A) Dorsal view. (B) Head in dorsal view. (C) Head in lateral view. (D) Palmar surface. (E) Detail of the nuptial pads. (F) Plantar surface.

Comentarios: Una muestra de esta población fue identificada por ANDERSSON (1906) como *Telmatobius jelskii*.

Citas: BERTONATTI (1994), GALLARDO & VARELA DE OLMEDO (1992), LAURENT & LAVILLA (1991 "1990"), LAVILLA (1994 "1992", 2001), LAVILLA & CEI (2001), LAVILLA & LAURENT (1988a), LAVILLA *et al.* (2000a).

Caracterización: Material examinado: FML 03763 (holotipo hembra), FML 03764 (macho adulto). LT: 57.79 mm. Cabeza: largo 18.60 mm, ancho 21.26 mm, índice cefálico 1.14. Hocico ovalado-acuminado en vista dorsal. Narinas redondeadas. *Canthus rostralis* poco marcado; región loreal deprimida. Anillo timpánico evidente. Protuberancias postoculares ausentes. Glándula postcomisural evidente. Pliegue supratimpánico poco marcado. Piel dorsal con verrugas en la zona posterior y con pocas espinas en los miembros posteriores. Piel ventral lisa. En la línea media lateral puede verse un límite muy marcado entre la piel ventral y la dorsal, pudiéndose notar un fino granulado en esta última. Pliegue axilar presente y muy notable (adquieren la apariencia de mangas de chaleco). Pliegue suprahumeral presente o ausente. Espinas nupciales pequeñas, ubicadas sobre las caras ventral, lateral y dorsal del pulgar y cubriendo parte del tubérculo metacarpal interno. Se disponen muy próximas entre sí, dejando muy poca superficie descubierta entre ellas. Densidad media: $31/mm^2$. Tubérculo metacarpal externo subcuadrangular y de tamaño similar al interno, elíptico y muy alargado. Longitud relativa de los dedos de las manos: 3 > 1 > 4 > 2. Longitud de los miembros posteriores (Tibia + Pie) 107.86% de LT. Tubérculo metatarsal interno más desarrollado que el externo, que es pequeño y puntiforme. Fórmula palmar: I ($1^1/_2$) - (—) II ($1^1/_2$) - (3+) III ($2^1/_3$) - ($3^2/_3$) IV ($3^1/_3$) - ($1^3/_4$) V. Pliegue tarsal notable ocupa poco mas de la mitad del tarso. Color en fijador: castaño violáceo. Ventralmente más claros; región ventral de los miembros levemente manchada.

Telmatobius schreiteri
Vellard, 1946 (Fig. 11)

Etimología: Sustantivo en modo genitivo de [Rodolfo] Schreiter, naturalista germano-argentino.

Tipo portador de nombre: FML 00216, macho adulto.

Localidad tipo: Aimogasta (28° 33' S, 66° 49' W), La Rioja, Argentina.

Distribución: Conocida para dos localidades de la Provincia de La Rioja, Aimogasta y quebrada de Anjullón, entre 1800-2050 m.

Comentarios: En la descripción original, FML 00216 fue designado "Type", y FML 00029 fue designado "Holotype". El primer ejemplar tiene precedencia de línea y fija el nombre para la población de La Rioja; el segundo ejemplar es un *T. laticeps*.

Citas: ALTIG & JOHNSTON (1986), BERTONATTI (1994), CEI (1956, 1980, 1987), CHEBEZ (1994), FROST (1985), GALLARDO (1962), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), LAURENT (1970b, 1977), LAVILLA (1994 "1992", 2001), LAVILLA & CEI (2001), LAVILLA *et al.* (2000a), MACEDO (1960), MANZUR (1978), VELLARD (1946, 1951). *In errore* FRITZSCH *et al.* (1987).

Caracterización: Material examinado: FML 00216 (holotipo macho). LT: 59.39 mm. Cabeza: largo 17.42 mm, ancho 18.62 mm, índice cefálico 1.07. Hocico ovalado-acuminado en vista dorsal. Narinas redondeadas. *Canthus rostralis* poco marcado, región loreal plana. Anillo timpánico no evidente. Protuberancias postoculares ausentes. Glándula postcomisural evidente. Pliegue supratimpánico marcado, se continúa con el pliegue suprahumeral y lateral. Piel dorsal con verrugas rematadas por espinas pequeñas menos densas en la línea media dorsal. Ventralmente liso con espinas en el pecho.

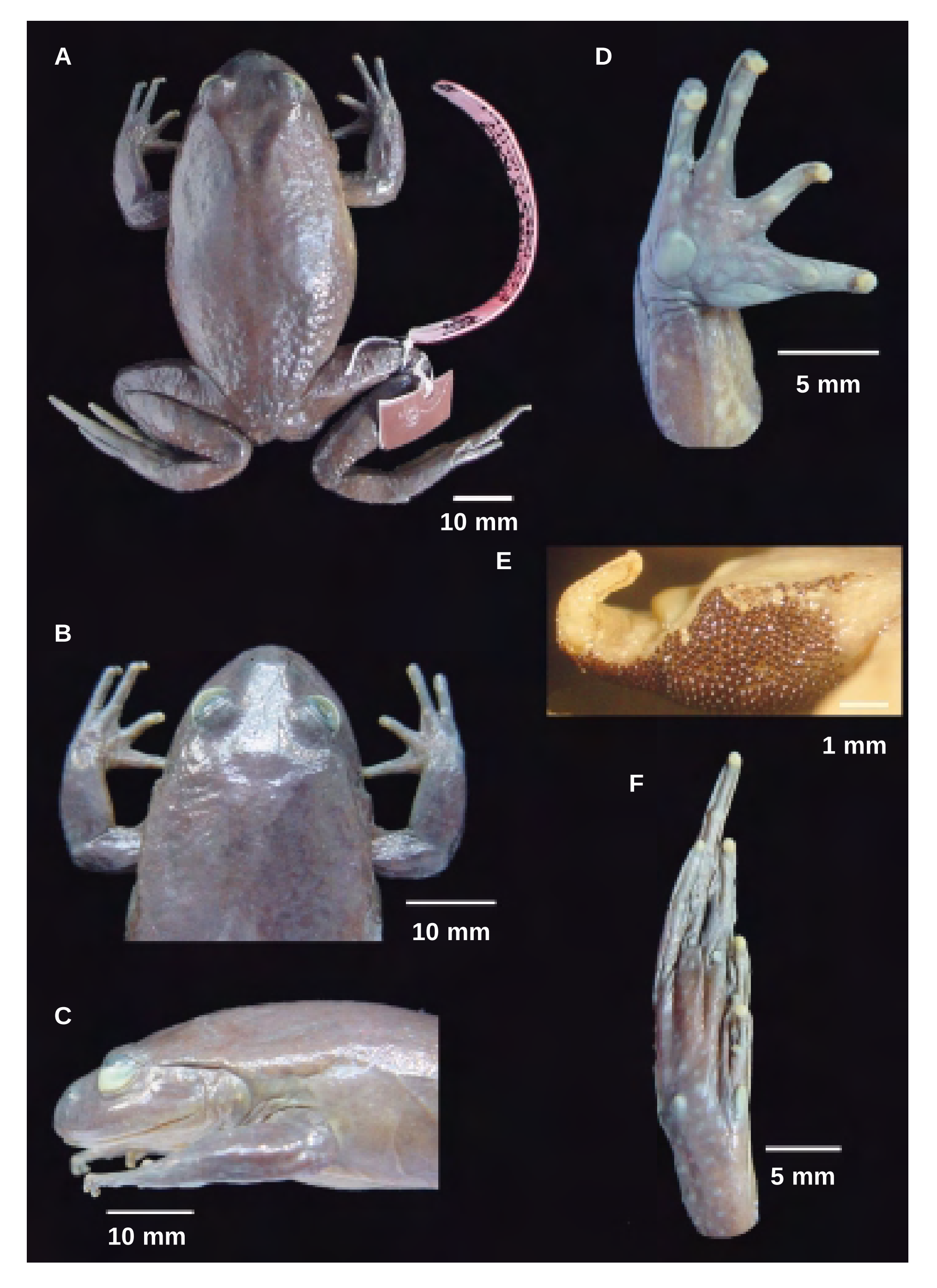


FIGURA 10. *Telmatobius platycephalus.* (A) Vista dorsal. (B) Cabeza en vista dorsal. (C) Cabeza en vista lateral. (D) Mano en vista palmar. (E) Detalle de callosidades nupciales. (F) Pata en vista plantar.

FIGURE 10. *Telmatobius platycephalus.* (A) Dorsal view. (B) Head in dorsal view. (C) Head in lateral view. (D) Palmar surface. (E) Detail of the nuptial pads. (F) Plantar surface.

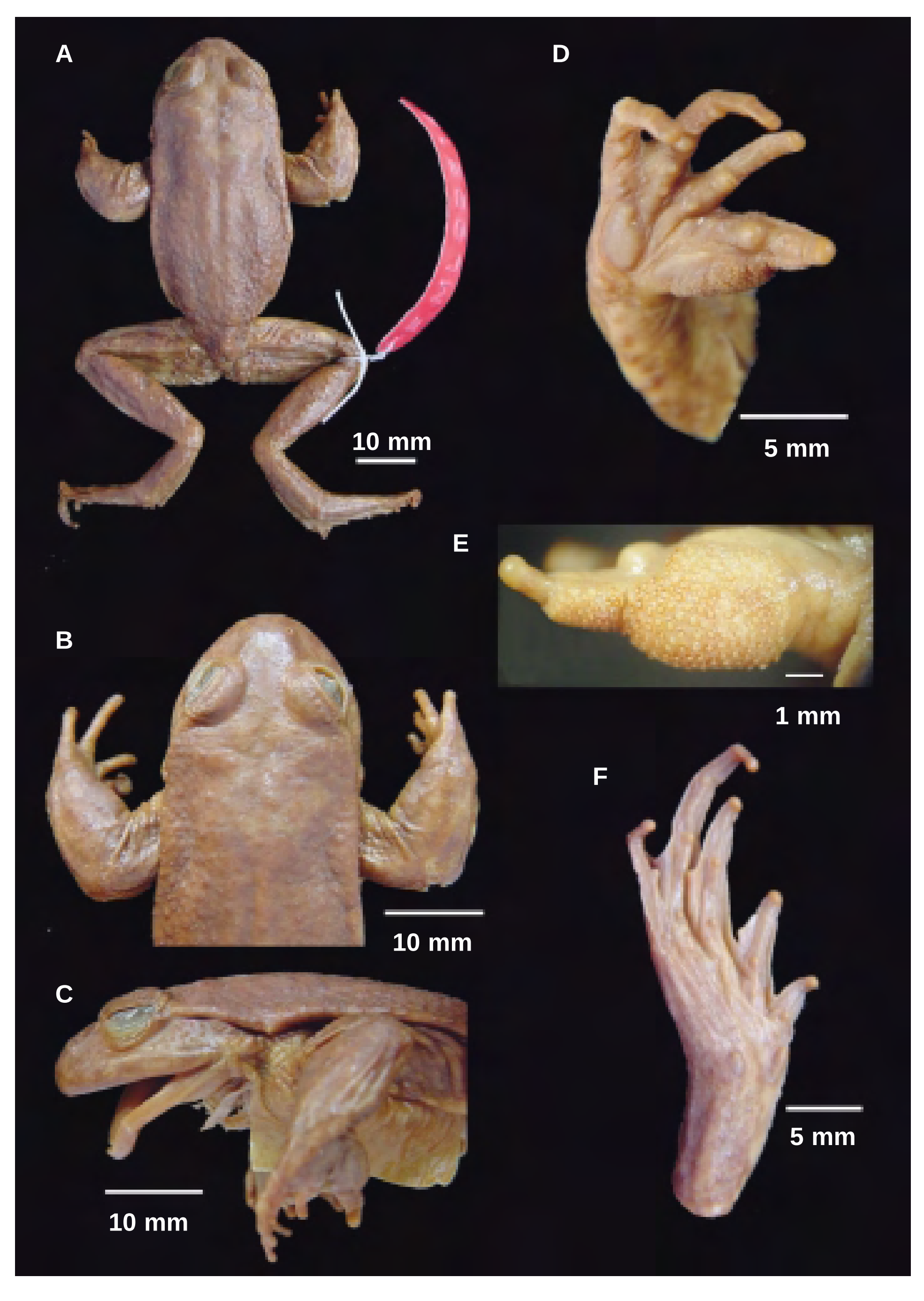


Figura 11. *Telmatobius schreiteri.* (A) Vista dorsal. (B) Cabeza en vista dorsal. (C) Cabeza en vista lateral. (D) Mano en vista palmar. (E) Detalle de callosidades nupciales. (F) Pata en vista plantar.

Figure 11. *Telmatobius schreiteri.* (A) Dorsal view. (B) Head in dorsal view. (C) Head in lateral view. (D) Palmar surface. (E) Detail of the nuptial pads. (F) Plantar surface.

Pliegue axilar ausente. Pliegue suprahumeral presente, se continúa con el pliegue lateral. Espinas nupciales grandes, ubicadas sobre las caras lateral y dorsal del pulgar; se disponen separadas, dejando mucha superficie descubierta entre ellas. Densidad media: 10/mm^2. Tubérculo metacarpal externo ovalado y de mayor tamaño que el interno, elíptico. Longitud relativa de los dedos de las manos: 3 > 1 > 4 > 2. Longitud de los miembros posteriores (Tibia + Pie) 112.61% de LT. Tubérculo metatarsal interno más desarrollado que el externo. Fórmula palmar: I ($1^1/_2$) - (—) II (—) - (—) III (2) - ($3^1/_2$) IV ($3^1/_4$) - ($1^2/_3$) V. Pliegue tarsal poco notable, ocupa casi la totalidad del tarso. Color en fijador: castaño anaranjado. Ventralmente más claro.

Telmatobius scrocchii
Laurent & Lavilla, 1986 (Fig. 12)

Etimología: Sustantivo en modo genitivo de [Gustavo] Scrocchi, herpetólogo argentino.

Tipo portador de nombre: FML 03532, hembra adulta.

Localidad tipo: Campo El Arenal (27° 06' S, 66° 20' W), 3000 m, Andalgalá, Catamarca, Argentina.

Distribución: Registrado en algunas localidades próximas entre sí del Departamento Andalgalá, Catamarca, Argentina: campo El Arenal, río El Arenal, El Ingenio, Loma Redonda y río Los Cerrillos, 3000-3050 m.

Comentarios: La población del campo El Arenal fue referida como *T. hauthali* en LAURENT (1970b).

Citas: BERTONATTI (1994), CEI (1987), CHEBEZ (1994), GALLARDO & VARELA DE OLMEDO (1992), LAURENT (1970b), LAURENT & LAVILLA (1986), LAVILLA (1994 "1992", 2001), LAVILLA & CEI (2001), LAVILLA *et al.* (2000a).

Caracterización: Material examinado: FML 03532 (holotipo hembra), FML 01515/12 (macho adulto). LT: 49.72 mm. Cabeza: largo 14.51 mm, ancho 18.20 mm, índice cefálico 1.25. Hocico en vista dorsal: ovalado-acuminado. Narinas elípticas. *Canthus rostralis* poco marcado; región loreal plana. Anillo timpánico no evidente. Protuberancias postoculares ausentes. Glándula postcomisural, evidente. Pliegue supratimpánico poco marcado. Piel dorsal cubierta por pequeñas espinas negras notables distribuidas en el dorso, cabeza y miembros. Piel ventral lisa, con espinas en el pecho y en la zona circumabdominal. Pliegue axilar ausente. Pliegue suprahumeral presente. Espinas nupciales grandes, ubicadas sobre las caras lateral y dorsal del pulgar; se disponen separadas, dejando mucha superficie descubierta entre ellas. Densidad media: 12/mm^2. Tubérculo metacarpal externo ovalado y menor que el interno, elíptico. Longitud relativa de los dedos de las manos: 3 > 1 = 4 > 2. Longitud de los miembros posteriores (Tibia + Pie) 123.89% con respecto a la LT. Tubérculo metatarsal interno más desarrollado que el externo. Fórmula palmar: I (1+) - (—) II ($1^1/_2$) - (3) III (2) - ($3^1/_2$) IV ($3^1/_4$) - ($1^3/_4$) V. Pliegue tarsal poco notable, ocupa hasta los 3/4 del tarso. Color en fijador: gris claro, con manchas subcirculares pequeñas y más oscuras alrededor de las espinas. Ventralmente crema.

Telmatobius stephani
Laurent, 1973 (Fig. 13)

Etimología: Sustantivo en modo genitivo de Stephan [Halloy], botánico belga-argentino.

Tipo portador de nombre: FML 01743, macho adulto.

Localidad tipo: Río Encrucijada, cerca de Las Juntas (28° 08' S, 65° 54' W), 2300 m, sierra del Manchao, Catamarca, Argentina.

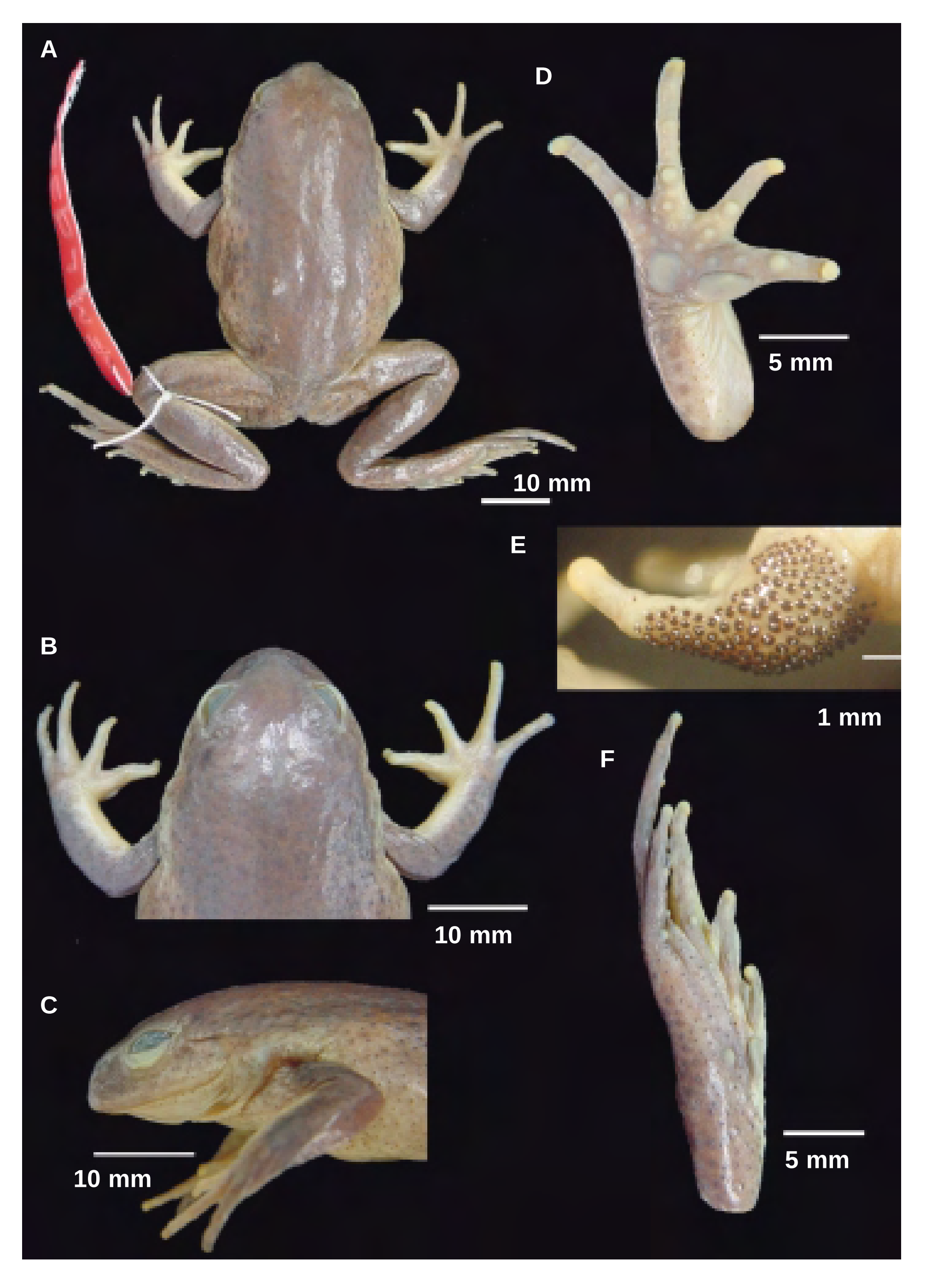


Figura 12. *Telmatobius scrocchii.* (A) Vista dorsal. (B) Cabeza en vista dorsal. (C) Cabeza en vista lateral. (D) Mano en vista palmar. (E) Detalle de callosidades nupciales. (F) Pata en vista plantar.

Figure 12. *Telmatobius scrocchii.* (A) Dorsal view. (B) Head in dorsal view. (C) Head in lateral view. (D) Palmar surface. (E) Detail of the nuptial pads. (F) Plantar surface.

Distribución: Conocida de cuatro localidades de la sierra de El Manchao, Ambato, Catamarca: río Encrucijada, La Cumbrecita, cerro El Manchao y Casa de Piedra de Los Cajones, 2200-2300 m.

Citas: BERTONATTI (1994), CEI (1980, 1987), CHEBEZ (1994), FROST (1985), GALLARDO (1987a, b), GALLARDO & VARELA DE OLMEDO (1992), LAURENT (1973), LAVILLA (1994 "1992", 2001), LAVILLA & CEI (2001), LAVILLA & MANZANO (1995), LAVILLA *et al.* (2000a, b), LYNCH (1978).

Caracterización: Material examinado: FML 01743 (holotipo macho). LT: 48.47 mm. Cabeza: largo 13.68 mm, ancho 15.63 mm, índice cefálico 1.14. Hocico ovalado-acuminado en vista dorsal. Narinas redondeadas. *Canthus rostralis* marcado; región loreal levemente deprimida. Anillo timpánico no evidente. Protuberancias postoculares ausentes. Glándula postcomisural evidente. Pliegue supratimpánico marcado. Piel dorsal y ventral sin verrugas ni espinas. Pliegue axilar ausente. Pliegue suprahumeral presente. Espinas nupciales muy grandes y cónicas (las más grandes de todas las especies argentinas conocidas), ubicadas sobre las caras ventral, lateral y dorsal del pulgar; no cubren el tubérculo metacarpal interno; se disponen separadas, dejando mucha superficie descubierta entre ellas. Densidad media 7/mm^2. Tubérculo metacarpal externo subcuadrangular, mayor que el interno que es elíptico y muy alargado. Longitud relativa de los dedos de las manos: 3 > 1 = 4 > 2. Longitud de los miembros posteriores (Tibia + Pie) 127.52% de LT. Tubérculo metatarsal interno más desarrollado que el externo. Fórmula palmar: I ($1^1/_2$) - (—) II ($1^1/_2$) - (3) III (2) - ($3^1/_2$) IV ($3^1/_4$) - ($1^1/_3$) V. Pliegue tarsal poco notable cubre hasta los 3/4 del tarso. Color en fijador: castaño violáceo, con manchas más oscuras grandes y notables. Ventralmente más claro con manchas crema especialmente en los miembros posteriores.

ESTUDIOS ANATÓMICOS

La información disponible sobre aspectos anatómicos de las especias argentinas de *Telmatobius* está dedicada fundamentalmente a estudios esqueléticos tanto en larvas como en adultos, mientras que la relacionada a las partes blandas es extremadamente escasa.

Osteología de formas adultas

Hasta el momento conocemos la estructura osteológica de los adultos de ocho especies argentinas del género *Telmatobius*. Cronológicamente, LAURENT & LAVILLA (1986) describieron la osteología de *T. hauthali* y *T. scrocchii*; LAVILLA & LAURENT (1988a, b) las de *T. hypselocephalus, T. platycephalus* y *T. pinguiculus,* mientras que LOBO GAVIOLA (1989) hizo lo propio con *T. ceiorum, T. laticeps* y *T. pisanoi*. Por su parte, FABREZI (2001) comentó la estructura del *prepollex* y del *prehallux* en *T. schreiteri* (probablemente *T. laticeps*).

No es nuestra intención aquí hacer una descripción pormenorizada de las estructuras esqueléticas, por lo que el análisis se limitará a la discusión de la variabilidad intraespecífica observada en diversos estados de carácter, relacionadas al sexo o no, y a criticar las caracterizaciones genéricas basadas en evidencias osteológicas (LYNCH, 1971, 1978).

Algunos ejemplos de variabilidad intraespecífica en caracteres osteológicos

Debido a dificultades metodológicas y/o a disponibilidad de material, con frecuencia las caracterizaciones osteológicas de anfibios se realizan sobre uno o un número muy limitado de ejemplares, y este hecho ha llevado a suponer que los caracteres osteológicos son poco o nada variables. Sin embargo LOBO GAVIOLA (1989), demostró que cuando se estudian series amplias de esqueletos de un mismo

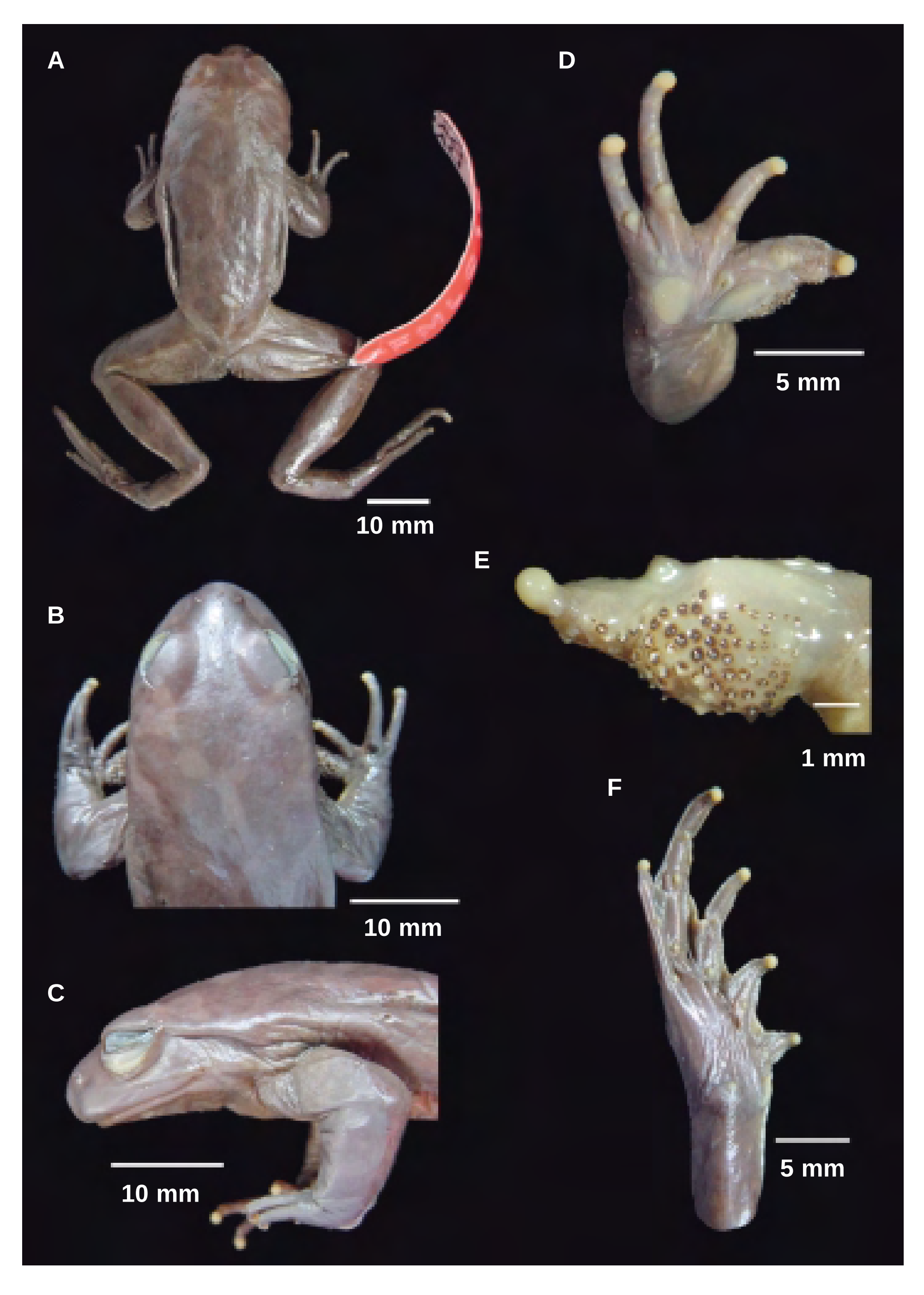


Figura 13. *Telmatobius stephani.* (A) Vista dorsal. (B) Cabeza en vista dorsal. (C) Cabeza en vista lateral. (D) Mano en vista palmar. (E) Detalle de callosidades nupciales. (F) Pata en vista plantar.

Figure 13. *Telmatobius stepheni.* (A) Dorsal view. (B) Head in dorsal view. (C) Head in lateral view. (D) Palmar surface. (E) Detail of the nuptial pads. (F) Plantar surface.

taxón de inmediato se hacen evidentes variaciones estructurales que van más allá de los detalles. Entre los ejemplos más significativos tenemos:

Frontoparietales. – En el género *Telmatobius* se han registrado dos condiciones: el hueso se presenta como una estructura única, con la porción parietal fusionada y el extremo frontal doble (la mayoría de las especies conocidas), o como elementos pares (en las formas ecuatorianas, *Telmatobius cirrhacelis, T. niger* y *T. vellardi,* según TRUEB, 1979). En *T. ceiorum* se presentan las dos condiciones dentro de la misma población analizada, independientemente del sexo analizado (Fig. 14).

Nasales y escamosos. – En contacto en los machos de *Telmatobius laticeps* y *T. pisanoi*, mientras que en las hembras la condición es variable (*T. laticeps)* o están separados (*T. pisanoi*). Esta condición se invierte en *T. ceiorum* y *T. scrocchii*.

Vómeres. – Separados en los machos de *T. pisanoi* y *T. ceiorum,* mientras que en las hembras pueden estar separados o en contacto. En machos de *T. laticeps* están separados, siendo variable en hembras.

Crestas parieto-occipitales. – Cartilaginosas en las hembras de *T. pisanoi ,* mientras que los machos carecen de ellas. En machos de *T. scrocchii* y *T. hauthali* la condición es variable, mientras que las hembras de la primera especie carecen de cartílago y lo poseen las de la segunda.

Alas del paraesfenoides. – Fusionadas al otoccipital en machos de *T. laticeps* y unidas sindesmóticamente en hembras, condición que se invierte en *T. scrocchii.*

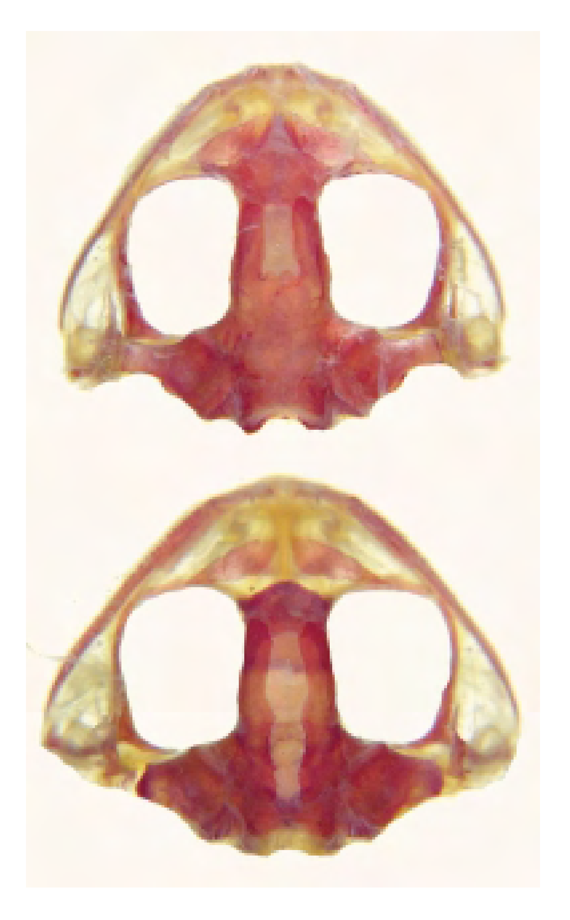


FIGURA 14. Variabilidad osteológica en *Telmatobius ceiorum*. Arriba: frontoparietales con la región parietal fusionada. Abajo: frontoparietales separados.

FIGURE 14. Osteological variation in *Telmatobius ceiorum.* Above: frontoparietals with fused parietal region, below: frontoparietals separated.

Precisiones a las diagnosis genéricas basadas en caracteres osteológicos

LYNCH (1971) caracterizó al género *Telmatobius* (en ese tiempo, integrado por lo que hoy conocemos como *Telmatobius* + *Atelognathus* + *Somuncuria*) basándose en un conjunto de caracteres, incluyendo una rica información osteológica, algunos de los cuales discrepan con las evidencias aportadas por los taxones argentinos considerados. Se sigue aquí a LOBO GAVIOLA (1989), quien realizó estudios sobre *T. ceiorum, T. laticeps* y *T.* pisanoi, sumando los taxones no considerados en dicho trabajo (*T. hypselocephalus, T. platycephalus* y *T. pinguiculus*). Los caracteres analizados siguen los números otorgados por LYNCH (1971):

Carácter 10. – Proceso alar del premaxilar dirigido posterodorsalmente y ancho en la base. En las especies analizadas el proceso alar es perpendicular al plano horizontal del cráneo y el ancho máximo se ubica en la porción media (excepto en *T. ceiorum*).

Carácter 15. – Nasales pequeños y separados medialmente en las especies dentadas. En las especies analizadas pueden alcanzar gran tamaño y en algunos individuos estar en contacto entre sí.

Carácter 17. – Nasales ampliamente separados de los frontoparietales. Aunque los términos relativos relacionados con distancias son normalmente subjetivos, los nasales pueden ubicarse muy próximos a los frontoparietales.

Carácter 24. – Rama zigomática del escamoso relativamente larga, roma y ampliamente separada del maxilar. Su longitud varía considerablemente; el tamaño máximo registrado corresponde al 16% de la longitud total del cráneo en algunos individuos de *T. hauthali.*

Carácter 28. – Prevómeres en contacto medial o estrechamente separados. Siempre separados en los taxones argentinos.

Carácter 29. – Palatinos largos y angostos, poco separados medialmente. Se aplica lo dicho en el párrafo anterior con relación a las distancias; los palatinos se encuentran ampliamente separados unos de otros.

Carácter 30. – Esfenetmoides completo, extendiéndose anteriormente hasta el extremo posterior de los nasales. El esfenetmoides es incompleto ventralmente en *T. platycephalus*. Además, puede ubicarse por detrás de los nasales y pasar por diversas situaciones intermedias hasta el estado en que los nasales apoyan sobre este hueso (*T. hypselocephalus,* algunos individuos de *T. hauthali*).

Carácter 31. – Rama anterior del paraesfenoides (= proceso cultriforme) se extiende anteriormente entre los palatinos. En la única especie en la que se ha verificado este estado de carácter es en *T. platycephalus*. En las restantes se ubica, de manera consistente, por detrás de los palatinos.

Carácter 33. – Rama anterior del pterigoides alargada, casi alcanza a los palatinos. En algunos se superpone a los palatinos, mientras que en otros está alejada de ellos.

Posteriormente LYNCH (1978), aportó nuevos caracteres osteológicos a la caracterización del género *Telmatobius*. Nuevamente, las formas argentinas consideradas discrepan con algunos de ellos:

Carácter 12. – Arcos neurales uniformemente no imbricados. Las vértebras presacras I-II están imbricadas en *T. hauthali.*

Condrología larval

La estructura del condrocráneo y del esqueleto visceral ha sido estudiada en tres especies argentinas del género *Telmatobius* (*T. ceiorum, T. laticeps* y *T. pisanoi*) por LAVILLA & FABREZI (1993 "1990") (Fig.15) y utilizada como elemento de comparación por HAAS (1995). Las tres especies poseen en común el cartílago infrarrostral doble, el complejo suprarrostral (representado por cuatro elementos cartilaginosos, dos correspondientes al cuerpo y dos a las alas) articulado de manera sindesmótica a los cuernos trabeculares, adrostrales presentes, septo y techo nasal, *tenia tecti marginalis* y *tenia tecti transversa* presentes, la unión de las cápsulas óticas con el palatocuadrado ligamentosa, el proceso ascendente del palatocuadrado unido al cartílago orbital al nivel o por debajo del forámen oculomotor, el proceso pseudopterigoideo presente, aunque puede estar libre o fusionado al piso del neurocráneo y la comisura cuadrado nasal presente, aunque no condrificada.

El esqueleto hiobranquial presenta ceratohiales fuertes, la *pars reuniens* laminar y subrectangular, la cópula II presenta el proceso urobranquial fuerte, plano y de ancho uni-

forme, estando fusionada a la *pars reuniens* y a los hipobranquiales. Los hipobranquiales son subtriangulares y existen cuatro ceratobranquiales de desarrollo diferente, siendo el CB I el más desarrollado de la serie.

La única otra especie del género cuyo condrocráneo larval se conoce es la forma boliviana atribuida a *Telmatobius bolivianus* (LAVILLA & DE LA RIVA, 1993; descrita por DE LA RIVA, 2005 como una nueva especie), taxón que, aunque notablemente divergente de los restantes *Telmatobius* en morfología externa, es notablemente conservador en la estructura del condrocráneo y el esqueleto visceral. Las diferencias más evidentes con las formas argentinas conocidas radican en el mayor desarrollo de la cresta parótica y la ausencia del proceso pseudopterigoideo. Dentro de los Telmatobiini se conoce el condrocráneo y esqueleto visceral de las larvas de *Alsodes barrioi* (LAVILLA, 1992), que difiere de las de *Telmatobius* por carecer de septo y techo nasal y de *tenia tecti transversa*, la cápsula ótica está relacionada al palatocuadrado por el proceso ótico larval (ligamento condrificado) y porque la comisura cuadradonasal está condrificada.

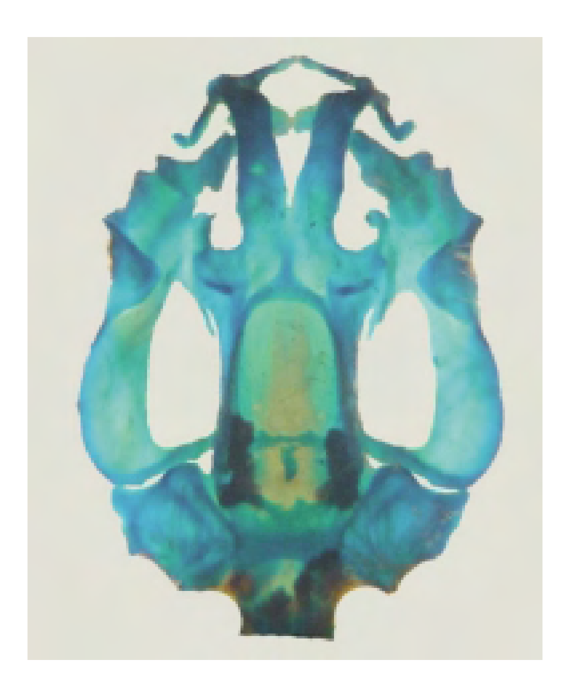


FIGURA 15. Condrocráneo de la larva de *Telmatobius laticeps,* estadio 31 de Gosner.

FIGURE 15. Chondrocranium of the tadpole of *Telmatobius laticeps,* Gosner stage 31.

Otros estudios

Carecemos casi por completo de información sobre la anatomía de las partes blandas en las especies argentinas de *Telmatobius*. Quizás las únicas excepciones a esta afirmación sean los estudios de FRITZSCH *et al.* (1987) sobre la retención de núcleos del sistema de la línea lateral en el tegumento de adultos de *Telmatobius laticeps* (considerado como *T. schreiteri* en dicho trabajo) y los de ALCAIDE DE PUCCI *et al.* (1992), referido a la histoquímica de las secreciones de las papilas linguales de *Telmatobius pisanoi*, al que se agrega el de MANGIONE DE MOPTY *et al.* (1992), que se ocupa de la histomorfología de la lengua en esta última especie, como parte de una caracterización estructural en relación con los hábitos alimenticios en distintos taxones de la familia Leptodactylidae.

ASPECTOS FISIOLÓGICOS

Ciclo sexual y gametogénesis

CEI (1949, 1953, 1965) analizó diversos aspectos del ciclo sexual de *Telmatobius laticeps* (citado en dichos trabajos como *T. schreiteri* o *T. hauthali schreiteri*), concluyendo que la gametogénesis era continua, sin detención de la actividad durante el invierno. A una conclusión similar llegó PISANÓ (1954/57, 1957), quien además señaló que la estructura de la hipófisis y de la tiroides no mostraba alteraciones funcionales dependientes de la temperatura, resultando en una actividad sostenida durante el año.

Sin embargo, estudios posteriores más

rigurosos (muestreos bimestrales a lo largo de dos años, análisis de numerosos cuadros histológicos, agrupación de resultados aplicando técnicas numéricas, etc.) llevados a cabo por MONTERO & PISANÓ (1990, 1992 "1991") en *Telmatobius laticeps* y *T. pisanoi*, contradicen en parte la idea de gametogénesis continua. Sus resultados indican que el ciclo testicular presenta dos etapas claramente definidas. La fase activa se caracteriza por la espermatogénesis marcada, con escasa proporción de gonios y de espermatogonios primarios y secundarios, y se extendería desde diciembre hasta abril en el caso de *T. laticeps* y entre diciembre y junio en el caso de *T. pisanoi*. La fase de estasis parcial, por su parte, se extiende de junio a octubre y de agosto a octubre en *T. laticeps* y *T. pisanoi* respectivamente. En la fase de reposo los cuadros analizados difícilmente superan la etapa de espermatogonia secundaria.

PISANÓ & ADLER (1968) describieron la ultraestructura de los espermatozoides de *T. laticeps*, resaltando que la presencia de lamelas anulares y la gran abundancia de microtúbulos son las características principales de su citoplasma, mientras que en la cola es posible determinar dos regiones, una basal (o pieza principal) en la que el flagelo está rodeado por una lámina fibrogranular continua, y otra terminal, que carece de ella. KWON & LEE (1996), integrando esta información en el contexto filogenético, ubican a los espermatozoides de *T. laticeps* en el "segundo grupo" (de tres), que además incluye especies de Myobatrachidae, Bufonidae, Hylidae y Leptodactylidae (representada en el análisis por *Odontophrynus cultripes* además del mencionado *Telmatobius*). Este grupo está caracterizado porque todos sus integrantes presentan el acrosoma y el *perforatorium* extranuclear cónicos. Señalan, como elemento exclusivo de la especie que nos ocupa, la persistencia solo del axonema (y la ausencia de varilla axial y de membrana ondulante) en la cola.

En el caso del ciclo ovárico las evidencias no permiten delimitar con claridad etapas de actividad/inactividad. Se ha registrado que en junio (invierno austral) la vitelogénesis está parcialmente detenida y los ovarios muestran numerosos elementos germinales en etapas avanzadas. En octubre (primavera austral) el cuadro es el inverso, mientras que en los meses restantes pueden presentarse una u otra situación. Este caos aparente probablemente tenga una explicación en un análisis individual y no poblacional. La maduración ovocitaria es un proceso lento, por lo que la existencia de hembras con y sin ovocitos maduros en el período verano-otoño (diciembre-abril) sería indicativo de que sólo una parte de la población pone huevos durante un año determinado, como sucede con algunas especies holárticas.

Aparentemente la única información publicada sobre este tema para el género *Telmatobius* es la caracterización de la ovogénesis en *Telmatobius arequipensis,* realizada por RIVERA *et al.* (1980), quienes la caracterizan como continua y asincrónica, dado que los ovarios constantemente muestran ovocitos en diferentes estadios de desarrollo.

Huevos y puestas

La única información disponible para las especies argentinas está referida a *Telmatobius laticeps* y *T. pisanoi*, especies que presentan un modo de oviposición similar. En ambos casos los huevos están rodeados por la membrana vitelina, delgada y resistente, la que está rodeada, a su vez, por una capa de gelatina espesa, contigua a la de los otros huevos de la puesta (Fig. 16). El conjunto, a su vez, queda recubierto por una espesa masa gelatinosa, que se adhiere a la cara inferior de piedras que no están en contacto con el sustrato. Dicho de otro modo, se

adhieren al "techo" de pequeñas oquedades subacuáticas formadas por la distribución irregular de rocas de diferente tamaño en los cursos de agua. CEI (1949) menciona que en abril-mayo de ese año registró huevos sueltos de *T. laticeps* en el fondo de los charcos, en tanto que PISANÓ (1955) describió, para la misma especie, la existencia de masas de huevos adheridas a la vegetación, a pocos centímetros por debajo de la superficie del agua; estas modalidades no fueron registradas en tiempos recientes. La información disponible sobre el número de huevos por puesta para las formas argentinas está limitada a *T. laticeps* y es extremadamente inconsistente. PISANÓ (1955) indica alrededor de 80, mientras que RENGEL & PISANÓ (1977, como *T. hauthali*) hablan de 1000-2000 huevos. En la mencionada especie cada huevo tiene ca. 1 mm de diámetro, con el polo animal intensamente pigmentado (negro) y el polo vegetativo beige oscuro. RENGEL & PISANÓ (1977) señalaron la existencia de huevos que excedían 1.5 mm de diámetro; en ellos el quinto surco en el polo vegetativo aparece demorado, originando un blastómero irregular, que con frecuencia es expulsado (Fig. 17). Este proceso de expulsión, denominado deutoplasmólisis, sería un mecanismo regulador de la cantidad de vitelo. Los huevos en los que la expulsión no se verifica muestran retardo en la formación de los labios del blastoporo, un tapón vitelino de gran tamaño y deficiencias en el desarrollo embrionario con frecuencia letales, que incluyen acefalía o microcefalia, torsión extrema, cola acortada, ausencia de aletas, desplazamiento de la cloaca, etc. Finalmente, RENGEL & PISANÓ (1977) sugirieron la existencia de una correlación positiva entre el tamaño de los huevos y el tamaño de las larvas (véase Enanismo).

Las puestas se realizan en ambientes lóticos altamente oxigenados. La dependencia de los embriones a condiciones de alta oxigenación fue puesta de manifiesto en ensayos realizados por PISANÓ (1955), que demostró que los embriones en estadios comprendidos entre gástrula temprana y néurula, colocados en agua estancada, mueren al cabo de tres horas. También se señaló (RENGEL & PISANÓ, 1977) que la temperatura ideal para el desarrollo embrionario se ubica entre 4° y 10°C, superada la cual se registran fuertes anomalías y/o cuadros patológicos letales.

Cromosomas

La información genética disponible sobre el género *Telmatobius* es notablemente limitada. MORESCALCHI (1973) señaló la existencia de 2n = 26 como número cromosómico para *Telmatobius ceiorum, T. laticeps* (como *T. schreiteri*), *T. oxycephalus* (como *T. barrioi*) y *T. stephani.* Lo referido a *T. laticeps* está basado en el estudio de BARBIERI (1954a) sobre el complemento cromosómico de las larvas normales y enanas (que, por otra parte, no presentan diferencias), mientras que los restantes son datos originales. La existencia de 2n = 26 fue confirmada por BOGART (1973) y HEYER (1975), pero contradice lo reportado por BRUM-ZORRILLA & SÁEZ (1968), quienes hallaron un número de 2n = 22 en un taxón de *Telmatobius* atribuido al grupo *marmoratus*. Por otra parte, BARBIERI (1954b) reportó la existencia de imágenes equivalentes a la primera división meiótica en células somáticas de la cola de *T. laticeps*, hecho cuyo significado no está dilucidado.

Peculiaridades de los eritrocitos

Utilizando una técnica sencilla (frotis de muestras de sangre extraída con micropipetas heparinizadas, fijadas con etanol 96° y secadas al aire, observadas en microscopio de campo oscuro), RENGEL *et al.* (1988a, b) pusieron en evidencia la existencia de diferentes patrones de luminiscencia en los glóbulos rojos de larvas de *Telmatobius laticeps*

FIGURA 16. Puesta de *Telmatobius laticeps*. El Infiernillo, Departamento Tafí del Valle, Tucumán. (A) Vista general. (B, C) Detalle.

FIGURE 16. Clutch of *Telmatobius laticeps.* El Infiernillo, Department of Tafí del Valle, Tucumán. (A) General view. (B, C) Detail.

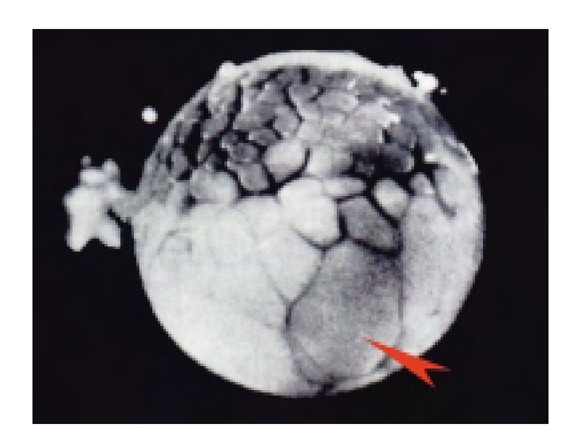


FIGURA 17. Blástula de *Telmatobius laticeps* en deutoplasmólisis. Tomado de RENGEL & PISANÓ (1977).

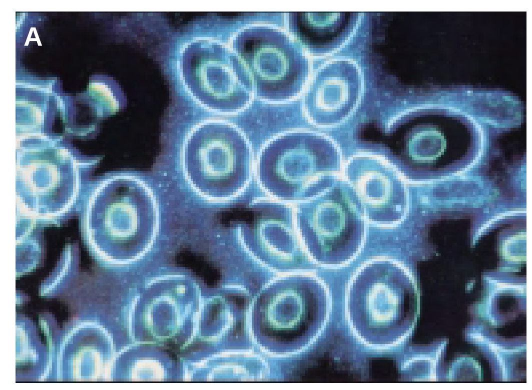
FIGURE 17. Blastule of *Telmatobius laticeps* in deutoplasmolysis. Taken from RENGEL & PISANÓ (1977).

y *T. pisanoi.* Mientras los eritrocitos de *T. laticeps* muestran una luminiscencia blanquecina-azulada notable, en *T. pisanoi* es amarillento-verdosa (Fig. 18). Esta propiedad alcanza su máxima expresión en larvas prometamórficas, disminuye durante el clímax metamórfico y desaparece en los adultos. Según los autores mencionados, el fenómeno se debería a las características de la hemoglobina larval, que no se ve afectada por el uso de heparina pero sí por la acción de proteasas, mientras que el cambio ontogenético de hemoglobina sería el responsable de la pérdida de esta propiedad en la sangre de los adultos.

Esta característica puede transformarse en

una herramienta de valor al tratar de resolver conflictos de identificación y/o caracterización de especies estrechamente relacionadas, dado que los escasos antecedentes existentes sobre el tema muestran la existencia de imágenes celulares típicas, especie-específicas, que son independientes del contexto filogenético y del hábitat de los taxones en estudio. Aunque la información disponible es aún escasa [se han realizado estudios en las dos especies de *Telmatobius* mencionadas, más *Bufo arenarum* e *Hyla andina* (RENGEL *et al.*, 1998a, b) y en diversas especies del género *Rana* (TYLER *et al.*, 1985)], el caso de *T. laticeps* y *T. pisanoi* es un excelente ejemplo. Se trata de dos especies muy próximas geográficamente, de difícil identificación por caracteres morfológicos adultos, que fueran discriminadas por LAURENT (1977) basándose en análisis merísticos y consideradas originalmente como subespecies de *Telmatobius hauthali*. Las características de luminiscencia se suman a peculiaridades larvales (LAVILLA, 1984a; LAVILLA & FABREZI, 1993 "1990") y osteológicas de los adultos (LOBO GAVIOLA, 1989) para afirmar la identidad específica.

Más allá de su valor como herramienta taxonómica, los estudios hematológicos en *Telmatobius* se abren como un campo de grandes perspectivas. Los resultados aparentemente simples presentados hasta el momento son el reflejo de fenómenos aún no dilucidados en el campo molecular y estarían relacionados con los órganos eritropoyéticos y los cambios en las cadenas proteicas que forman las hemoglobinas larvales y adultas, sobre lo que no conocemos nada en este género. Otras evidencias disponibles para *Telmatobius,* como los aportes sobre la fisiología de la respiración de *T. culeus* del lago Titicaca (HUTCHINSON *et al.*, 1976; HUTCHINSON, 1982) refuerzan lo dicho precedentemente, dado que esta especie posee el mayor número de eritrocitos (729 x $10^3/mm^3$) con el menor volumen (394 μ^3) conocidos entre los anuros.



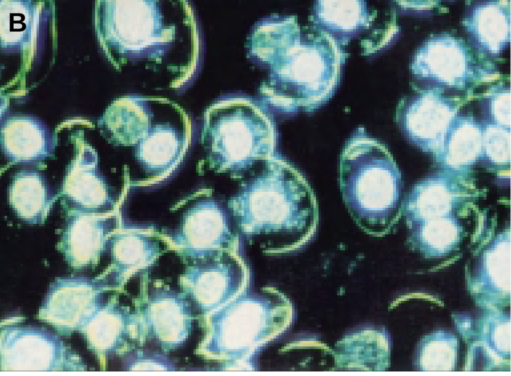


FIGURA 18. Luminiscencia en eritrocitos de *Telmatobius*. (A) *T. laticeps,* con luminiscencia blanquecina-azulada. (B) *T. pisanoi,* con luminiscencia en amarillo-verdoso. Tomado de RENGEL *et al*. (1988b).

FIGURE 18. Luminiscence in eritrocytes of *Telmatobius*. (A) *T. laticeps,* with whitish-bluish luminiscence. (B) *T. pisanoi,* with yellowish-greenish luminiscence. Taken from RENGEL *et al*. (1988b).

COMUNICACIÓN EN *Telmatobius*

En el género existen muy pocos estudios de comunicación (y de comportamiento en general), y existe la idea de que, aparentemente, ninguna de las especies que lo integran cantaría (TRUEB, 1979; PENNA & VELOSO, 1987). Sin embargo, la realidad es otra.

Utilizando el término "comunicación" en sentido amplio, vemos que RENGEL (1949),

describió la existencia de vibraciones preventivas (con emisión de sonido) en adultos de ambos sexos de *Telmatobius laticeps* (identificado en el trabajo en cuestión como *Telmatobius schreiteri*). Con una metodología que hoy se consideraría muy básica (registros quimiográficos sobre negro de humo), aunque eficientes a los fines de aquél estudio, la mencionada autora señaló la existencia de diferencias entre machos y hembras, con rangos de 14 a 16 vibraciones/s en los primeros y de 10-13 vibraciones/s en las segundas. En este mismo campo, PENNA & VELOSO (1987) analizaron los "cantos de contacto" (término equivalente a la "vibración preventiva" de RENGEL, 1949) en *T. marmoratus, T. peruvianus, T. pefauri, T. zapahuirensis* y *T. halli* y el canto agonístico en *T. marmoratus, T. halli* y *T. peruvianus*.

Por su parte, LAURENT (1970a) presentó sonogramas de *Telmatobius oxycephalus* (como *T. barrioi*), y más tarde (LAURENT, 1973) los sonogramas correspondientes a *T. ceiorum* y a *T. stephani*. Las grabaciones de los cantos de *T. oxycephalus* y de *T. ceiorum* fueron realizadas en la naturaleza, a partir de animales que cantaban espontáneamente, mientras que las de *T. stephani* se realizaron en un ejemplar en cautiverio, en un ambiente a una temperatura de ca. 10°C, sin estimulación.

Reanalizando la información disponible, tenemos que:

Telmatobius oxycephalus. – La duración del canto es de alrededor de 1.9 s. El canto se compone de 13 notas que se suceden rápidamente, cada una con una duración de 0.06-0.09 s, con una tasa de 7 notas/s. Presenta un solo armónico que corresponde a la frecuencia fundamental, entre 1000-2000 Hz.

Telmatobius ceiorum. – La duración del canto es de alrededor de 1.5 s. El canto se compone de 11 notas que se suceden rápidamente, cada una con una duración de 0.10-0.14 s, con una tasa de 6 notas/s. Presenta un solo armónico que corresponde a la frecuencia fundamental, entre 900-1400 Hz.

Telmatobius stephani. – La duración del canto es de alrededor de 1.6 s. El canto se compone de 13 notas que se suceden rápidamente, cada una con una duración de 0.08-0.13 s, con una tasa de 8 notas/s. La frecuencia fundamental se presenta entre 700-800 Hz. Aunque no se observa estructura armónica en las primeras notas de la secuencia, las dos últimas notas del canto presentan una banda entre 1200-1600 Hz que podrían corresponder a la frecuencia dominante.

Aunque los cantos son similares en cuanto a la mayoría de los parámetros temporales, muestran diferencias claras en sus frecuencias fundamentales y se observa que: (a) el máximo valor de la frecuencia fundamental de *T. stephani* no se superpone con el valor mínimo de ninguna de las otras dos especies, y (b) aunque hay superposición de frecuencias entre *T. oxycephalus* y *T. ceiorum,* los intervalos entre notas son diferentes para ambas especies.

En las especies argentinas cuya osteología conocemos (todas, excepto *T. contrerasi*) los componentes del complejo laríngeo están presentes y muestran desarrollo comparable al de otras especies cuyo canto está registrado fehacientemente, por lo que, teóricamente, no existirían impedimentos para la emisión de sonidos. Sin embargo, las evidencias son menos claras cuando se analiza la estructura del oído. Hemos observado que la mayoría de las especies argentinas carecen de membrana timpánica diferenciada y el anillo timpánico y la extracolumela muestran diferentes grados de reducción, pudiendo faltar en algunos. Por su parte la columela, siempre presente, se presenta como un elemento que varía de robusto a grácil y tiene diversos grados de osificación. El *operculum* está siempre presente y es generalmente cartilaginoso, pudiendo estar

mineralizado en algunos (LAURENT & LAVILLA, 1986; LAVILLA & LAURENT, 1988a, b; LOBO GAVIOLA, 1989).

Estas variaciones se repiten en especies del norte de Ecuador y Perú. TRUEB (1979) señaló la amplia variabilidad existente en el desarrollo del anillo timpánico de *T. niger,* en tanto que WIENS (1993) describió variaciones inter e intraespecíficas en la estructura del plectro de *Telmatobius brevipes, T. degener, T. ignavus, T. latirostris, T. necopinus, T. truebae* y *T. thompsoni*, señalando que existen diferencias en el desarrollo de la columela entre un lado y otro del mismo individuo.

Las necesidades de estudio en este campo son evidentes. Por una parte, sería necesario conocer, de manera fehaciente, qué especies vocalizan y cuales no entre los *Telmatobius*. Por otra, y coincidiendo con WIENS (1993), sería muy interesante dilucidar el grado y el origen de las variaciones intraespecíficas e individuales en la estructura del oído.

LARVAS DE *Telmatobius*

Caracterización morfológica

Las larvas del género *Telmatobius* (y de los 11 géneros que constituyen la tribu Telmatobiini) fueron definidas por LAVILLA (1985, 1988) en base a 16 caracteres morfológicos y cuatro no morfológicos, a las que se suma la caracterización morfométrica realizada por LAVILLA & SCROCCHI (1986). Las contribuciones mencionadas sintetizan la información contenida en dos contribuciones inéditas (LAVILLA, 1979, 1983). Otros antecedentes incluyen a KOSLOWSKY (1895), quien caracterizó e ilustró brevemente a la larva de *Telmatobius hauthali*, FERNÁNDEZ (1926), quien hizo lo propio con larvas de un conjunto heterogéneo de poblaciones del N de Jujuy, al que denominó *T. aemaricus*, y CEI (1980), quien describió brevemente las larvas de *Telmatobius atacamensis, T. ceiorum, T. laticeps* (bajo el nombre *T. hauthali*), *T. marmoratus* y *T. oxycephalus* (aunque su procedencia, de una localidad de la quebrada de Humahuaca, en ambientes no selváticos, nos lleva a dudar de la atribución específica). La información brindada en este último trabajo fue sintetizada por ALTIG & JOHNSTON (1986).

Redefiniendo las larvas de *Telmatobius* en el contexto de los Telmatobiini, veremos que se identifican por la siguiente combinación única de estados de caracteres:

Tamaño del disco oral. – Las larvas de *Telmatobius* conocidas presentan, en general, el disco oral pequeño (menor que 2/3 del ancho máximo del cuerpo). Este es un estado de carácter común a ampliamente distribuido entre los géneros de Telmatobiini. Las excepciones conocidas son la larva atribuida a *Telmatobius bolivianus* (LAVILLA & DE LA RIVA, 1993) y aquellas de las especies que integran el género *Telmatobufo* donde, además, el disco está modificado en una ventosa.

Márgenes laterales del disco oral. – En las larvas de *Telmatobius* conocidas es continuo (transangular, *sensu* VAN DIJK, 1966). Esta característica es compartida con las larvas de los géneros *Batracophrynus* e *Insuetophrynus* y la de *Alsodes montícola*. Las larvas de los restantes Telmatobiini poseen una constricción en la región media-lateral del disco (disco intraangular, *sensu* VAN DIJK, 1966).

Claro rostral. – Las larvas de *Telmatobius* poseen una interrupción anterior en la hilera marginal de papilas orales, condición que las diferencia de aquellas de *Telmatobufo,* el único género de Telmatobiini en el que no existe tal interrupción.

Papilas orales intramarginales laterales. – En *Telmatobius* están concentradas en la región del ángulo oral, pudiendo desbordar supra- e infraangularmente. Este estado de carácter es único entre los Telmatobiinae, en quienes se registran otras cinco situaciones,

además de la mencionada (LAVILLA, 1988).

Papilas intramarginales mentales. – Generalmente ausente entre los Telmatobiini, su presencia se ha registrado en *Alsodes monticola,* en las especies argentinas de *Telmatobius* (se desconoce la larva de *T. contrerasi*) y en las especies bolivianas *T. bolivianus* y *T. yuracare*.

Queratodontes. – La fórmula (1)(1-1)/(1-1)(2) es común a todas las larvas conocidas del género *Telmatobius* y a la mayoría de las de los restantes géneros de Telmatobiinae. Solamente las de los géneros *Eupsophus* e *Insuetophrynus* muestran reducciones en las hileras de queratodontes.

Orificios nasales. – En las larvas conocidas del género *Telmatobius* abren al nivel de la superficie del cuerpo o en una leve depresión. Este carácter lo diferencia de aquellas del género *Atelognathus,* en quienes los orificios nasales se encuentran proyectados.

Tubo proctodeal. – Presente en todas las larvas conocidas del género *Telmatobius*, su abertura está orientada hacia la derecha. Entre los Telmatobiini difiere de las larvas de *Batrachyla*, en que el tubo puede estar ausente, y de las de *Eupsophus*, en las que se abre en la línea media.

Todas las larvas de *Telmatobius* conocidas eclosionan y se desarrollan en el agua y presentan alimentación activa (larvas exotróficas).

Razas sexuales

Según WITSCHI (1924) y RENGEL & PISANÓ (1981) las gónadas larvales de los anuros pueden presentar tres condiciones: indiferenciadas de tipo hembra (el 100% de las larvas presentan fenotipo gonadal de tipo ovario), indiferenciadas de tipo macho (registrada solamente en *Phyllomedusa sauvagii,* en que la totalidad de las larvas presentan fenotipo de tipo testículo), y diferenciadas (en el que la relación de los fenotipos ovario y testículo es 1:1). En el caso de las formas indiferenciadas, la diferenciación fenotípica de machos y hembras se produce en estadios postmetamórficos.

La ubicación de las larvas de *Telmatobius* en las razas sexuales está limitada a los estudios de PISANÓ & RENGEL (1954) y RENGEL (1962) sobre *Telmatobius laticeps* (considerado en los trabajos mencionados como *T. schreiteri* o *T. hauthali schreiteri*), que determinaron que se trata de larvas diferenciadas.

En premetamorfosis las larvas poseen gónadas formadas por numerosos gonios primitivos esparcidos y mezclados con células estromales, y en ningún caso se observa una cavidad central. En prometamorfosis la situación cambia de manera radical. Las estructuras consideradas como testículos son claviformes, translúcidas, granulares y macizas y microscópicamente muestran gonios y espermatogonios primarios y secundarios. Aquellas consideradas como ovarios posee aspecto lobulado, con 7-8 constricciones, mostrando una cavidad claramente definida; poseen, además, un menor número de gonios que los testículos, células en premeiosis, ovogonios y ovocitos en distinto grado de desarrollo. Durante el clímax metamórfico los testículos y ovarios aumentan su desarrollo, con imágenes histológicas similares a las mencionadas.

Experimentalmente, PISANÓ & RENGEL (1970) expusieron a las larvas a la acción de extractos purificados de las hormonas folículoestimulante (FSH) y luteinizante (LH) logrando un notable incremento en el desarrollo de las gónadas. En los testículos se registró, además, un notable aumento de la actividad de los elementos germinales, sin sobrepasar la etapa de espermatocitos. En los ovarios aumenta significativamente la ola de maduración gonadal, verificándose una fase de multiplicación extremadamente activa, aunque no ocurre lo mismo con la fase meiótica.

Enanismo

En una presentación realizada en 1952 ante la Sociedad de Biología de Buenos Aires, A. Pisanó y D. Rengel (véase CEI, 1953) comunicaron la existencia de larvas enanas en *Telmatobius laticeps* (entonces considerado como *Telmatobius schreiteri* o *T. hauthali schreiteri*). Sobre este tema se produjeron varias contribuciones posteriores (BARBIERI, 1954a; PISANÓ & RENGEL, 1954; PISANÓ & LEGNAME, 1957/58; PISANÓ, 1958; RENGEL, 1962), en las que se trató de caracterizar y dilucidar la base de este fenómeno.

Observaciones de campo y análisis experimentales demostraron que todas las larvas de una misma puesta se desarrollan de manera similar hasta un determinado tamaño de 5-6 cm de longitud hocico-cola, en estadios comparables a 30-31 de Gosner (GOSNER, 1960), a partir del cual algunas reducen su velocidad de crecimiento somático pero no su desarrollo ontogenético. Las experiencias realizadas demostraron que el enanismo larvario no está ligado al sexo ni a las condiciones ambientales (temperatura, calidad y volumen de agua disponibles para cada individuo, alimento, luz, etc.) y el desarrollo gonadal, la estructura y función de la tiroides, las características cromosómicas y el tiempo de metamorfosis son comparables en ambos conjuntos. Además de las diferencias de tamaño observadas (las larvas "enanas" resultan un 12.5% más pequeñas que las "normales" en prometamorfosis y un 12.1% en el momento del clímax metamórfico), presentan diferencias cuantitativas significativas en los niveles de osificación de los diversos componentes esqueléticos. Además, entre las diferencias cualitativas más importantes se mencionan la ausencia de osificación de clavícula, coracoides, escápula y elementos metatarsales en las larvas "enanas", elementos bien osificados en las formas normales.

Las causas de este fenómeno son difíciles de establecer, aunque podrían estar ligadas a la ausencia de células eosinófilas en las hipófisis de las larvas enanas (por otra parte numerosas en las normales), lo que resultaría en una disfunción en la producción de la hormona de crecimiento (STH), aunque RENGEL & PISANÓ (1977) indican que las larvas "enanas" se originarían de huevos con diámetro $\leq$ 1mm, mientras que las normales surgirían de huevos de 1.5 mm de diámetro (aquellos que sufren proceso de deutoplasmólisis).

Dieta

No existe información soportada estadísticamente sobre la dieta de las larvas de *Telmatobius*, aunque observaciones ocasionales en diferentes especies del noroeste argentino indican hábitos detritívoros, con presencia de partículas minerales de diferente granulometría en el contenido intestinal. En la naturaleza, PISANÓ (1955) observó que algunas larvas de *Telmatobius laticeps* (citada en dicho trabajo como *T. schreiteri*) se alimentaban de larvas co-específicas muertas por causas naturales, al tiempo que registró casos de canibalismo (entendiéndose como tal la alimentación sobre individuos co-específicos vivos) en ensayos de laboratorio. En condiciones de cautiverio observó también hábitos carnívoros al ofrecerles larvas de *Pleurodema* (supuestamente *P. borellii*) y de *Physalaemus* (supuestamente *P. biligonigerus*). En estos mismos ensayos, las larvas de *Telmatobius laticeps* mostraron una capacidad parcial de regeneración de algunas estructuras, como cola y tubo proctodeal, pero no fueron capaces de regenerar lesiones producidas en la región cefálica o la amputación de miembros anteriores ni posteriores luego del ataque de sus congéneres.

Los grupos informales de especies en el género *Telmatobius* basados en caracteres larvales

Basado en la presencia o ausencia de una hilera de papilas orales intramarginales en la región mental del disco oral, LAVILLA (1985) definió dos grupos informales de especies, a los que denominó "meridional" y "septentrional" respectivamente, dada la coincidencia geográfica de la distribución de los caracteres.

El "grupo meridional" de especies del género *Telmatobius*, caracterizado porque sus larvas poseen una hilera única de papilas intramarginales mentales de mayor desarrollo que las restantes papilas del disco, está integrado por todas las especies argentinas cuya larva se conoce (la única larva desconocida aún en el país es la de *Telmatobius contrerasi*), más la larva atribuída a *Telmatobius bolivianus* (LAVILLA & DE LA RIVA, 1993) y *T. yuracare* (DE LA RIVA, 1994), especies que se encuentran en simpatría en el río Apaza, en el Departamento Cochabamba (Bolivia). El "grupo septentrional", por su parte, incluye a las especies chilenas, bolivianas, peruanas y ecuatorianas que carecen de las papilas mencionadas.

HÁBITAT

Entre los caracteres extramorfológicos más notables de las especies argentinas de *Telmatobius* se destacan: (a) los hábitos marcadamente acuáticos de los adultos, (b) la presencia de períodos reproductivos prolongados, y (c) la presencia de estados larvales aparentemente multi-estacionales, caracterizados por presentar un notable desarrollo somático asociado a un lento desarrollo ontogenético. Estos tres caracteres las relacionan de manera obligada a los cuerpos de agua permanentes en ambientes de altura, ambientes proporcionalmente escasos en media y alta montaña.

En Argentina el género se ha registrado en tres tipos de ambientes: (a) porción rhitron de ambientes lóticos, (b) aguas termales, y (c) turberas altoandinas de fanerógamas. Solamente en el altiplano peruano-boliviano se han registrado en ambientes lacustres. Los ambientes lénticos prospectados en Argentina se han considerado no aptos para la vida de anfibios por una diversidad de razones, incluyendo su elevado contenido salino, su marcado aislamiento y/o su origen reciente.

Rhitron

Es la porción de los cuerpos de agua de la serie lótica comprendida entre el nacimiento y el punto en que la temperatura media anual del agua alcanza 20°C. Está caracterizada por la elevada concentración de O_2 disuelto, el flujo turbulento y el lecho formado por rocas y gravas, con depósitos aislados de sedimento fino y materia orgánica. El agua es transparente, levemente ácida o neutra y con pocas o ninguna macrófitas arraigadas. Los adultos y las larvas (que no muestran adaptaciones especiales a la vida torrentícola) ocupan pozos del cauce, donde la velocidad de corriente es menor y el flujo menos turbulento (llegando en algunos casos a encontrarse hemípteros de la familia Guerridae desplazándose en la película superficial). En este tipo de ambientes se registran *Telmatobius ceiorum, T. hypselocephalus, T. laticeps, T. oxycephalus, T. pisanoi, T. platycephalus, T. scrocchii* y *T. stephani*.

Aguas termales

Se incluyen todos los cuerpos de agua cuya temperatura es superior a la media anual de la región en que se encuentran. Generalmente presentan temperatura elevada y constante, bajo tenor de oxígeno disuelto,

elevado contenido de minerales (especialmente carbonatos, silicatos y sulfatos) y pH elevado. En la República Argentina se han registrado dos taxones restringidos a este tipo de ambientes, *Telmatobius hauthali* del Arroyo Aguas Calientes, en Tinogasta, Catamarca (temperatura del agua entre 19° y 21°C a 4020 m) y una especie no descrita aún de Rosario de Susques, en Jujuy.

Turberas de fanerógamas

En Argentina son formaciones típicas de las provincias biogeográficas puneña y altoandina (*sensu* CABRERA, 1976) y presentan características mixtas entre ecosistemas terrestres y limnótopos. Las turberas de fanerógamas forman céspedes densos, duros y cortos, constituidos por plantas rizomatosas, pudiendo estar bordeados por pastizales de matas grandes y altas, con céspedes laxos y pequeñas plantas rastreras, anuales. La composición florística varía latitudinalmente, pero los principales componentes son juncáceas, ciperáceas, gramíneas, compuestas, ranunculáceas, rosáceas, etc. Los suelos son preponderantemente orgánicos, con perfiles de acumulación de materia orgánica bruta intercalados con arenas y cenizas de diferente granulometría. Tienen productividad primaria muy baja y por lo general están saturados de agua todo el año, actuando como reguladores de caudal de los ambientes lóticos que nacen de ellos. En ambientes de este tipo en el noroeste argentino el agua posee pH entre 5.4 y 5.8 y por lo general es transparente, aunque en algunas regiones de poca corriente o en pozos que han perdido conexión con el cauce principal pueden verse manchas de aceites y/u óxido férrico. Las larvas y los adultos de *Telmatobius* están asociados con el complejo bentónico y son fácilmente observables en el fondo de las áreas abiertas. En turberas de fanerógamas se han registrado *Telmatobius laticeps, T. pisanoi* y diversas poblaciones del NW de la Provincia de Jujuy, atribuidas a *T. marmoratus.*

ANÁLISIS DE LA DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES ARGENTINAS DE *Telmatobius*

Antecedentes

Ya se ha comentado que las especies argentinas del género *Telmatobius* presentan distribuciones geográficas muy restringidas, con algunos taxones conocidos solamente de su localidad tipo (*T. contrerasi, T. hauthali* y *T. pinguiculus*) y el resto limitado a un número reducido de localidades de una unidad geográfica definida (*T. laticeps*, en el valle de Tafí, Tucumán, *T. stephani* en la sierra de El Manchao, Catamarca, *T. schreiteri,* en la sierra de Famatina, La Rioja, *T. scrocchii* en el campo El Arenal, Catamarca, y *T. platycephalus* y *T. hypselocephalus* en el macizo de Chani, Jujuy) o de una unidad biogeográfica determinada (*T. marmoratus,* Puna de Jujuy, *T. oxycephalus,* yungas Andinas de Salta y Jujuy, *T. ceiorum,* yungas Andinas de Tucumán y Catamarca, *T. stephani,* yungas Andinas de Catamarca y *T. pisanoi,* monte de Tucumán y Catamarca).

El único antecedente disponible sobre una tipificación de la distribución de las especies argentinas del género *Telmatobius* se debe a LAURENT (1970b). Agrupándolas de acuerdo a sus afinidades morfométricas y siguiendo una secuencia latitudinal y altitudinal, señaló la existencia de tres grupos de especies, a los que denominara (a) Grupo Septentrional, para las formas de altura de las provincias de Salta y Jujuy, (b) Grupo Intermedio o Subandino, para formas que habitan a menor altura que las anteriores pero aún por arriba de las selvas montanas en las provincias de Jujuy, Salta, Tucumán, Catamarca y La Rioja, a la que debería agregarse San Juan, luego del descubrimiento de *Telmatobius contrerasi*, y (c) Grupo Silvícola para las formas que habitan

las selvas de montaña de Salta, Jujuy, Tucumán y Catamarca.

La distribución de las especies argentinas del género *Telmatobius* puede analizarse, además, desde por lo menos tres puntos de vista diferentes, que incluyen su ubicación en el contexto biogeográfico, según las ecorregiones y de acuerdo a su distribución en las provincias geológicas en que ha sido dividida la República Argentina.

Distribución por provincias biogeográficas

Los análisis biogeográficos en Argentina están fuertemente influenciados por las obras de CABRERA (1976) y CABRERA & WILLINK (1973) y no dejan de ser un conjunto de listas de especies animales ubicadas dentro de los límites de las diversas divisiones fitogeográficas. De acuerdo con este esquema, las especies argentinas de *Telmatobius* se distribuyen en cuatro provincias biogeográficas, pertenecientes a tres dominios:

Dominio amazónico: provincia de las Yungas: *T. ceiorum, T. oxycephalus* y *T. stephani.*

Dominio andino-patagónico: provincia Puneña: *T. atacamensis, T. contrerasi, T. hauthali, T. hypselocephalus, T. laticeps, T. marmoratus, T. pinguiculus, T. platycephalus,* y *T. scrocchii,* más las poblaciones que habitan a mayor altura de *T. pisanoi*, y provincia Altoandina: *Telmatobius* aún no nominadas.

Dominio chaqueño: provincia de la Prepuna: *T. schreiteri* y la mayoría de las poblaciones de *T. pisanoi.*

Distribución por ecorregiones terrestres

La utilización de las ecorregiones terrestres de América Latina para el análisis de la distribución geográfica de las especies argentinas de *Telmatobius* tiene como ventaja el hecho de que las mismas están contenidas en una serie de unidades complejas, establecidas sobre la base de información de diverso tipo y sobre la que existe un consenso internacional con relación a su importancia y a su prioridad para la conservación.

Existen por lo menos tres esquemas que proponen la división de la República Argentina en ecorregiones (DINERSTEIN *et al.,* 1995; OLSON *et al.*, 1998a; BURKART *et al.*, 1999?), y aunque sus límites y caracterizaciones no son estrictamente coincidentes, cada una de ellas hace aportes de valor. La propuesta de DINERSTEIN *et al.* (1995) tiene como ventaja el análisis de la distintividad biológica y del estado de conservación; OLSON *et al.* (1998a) realizaron un ajuste a la propuesta anterior subdividiendo varias de las eco- regiones, mientras que BURKART *et al.* [1999?] ajustan las propuestas a la realidad argentina, presentando una visión más simplificada y generalizadora. En la Tabla 1 se sintetizan las equivalencias entre las propuestas mencionadas, limitadas a aquellas donde fue registrado el género *Telmatobius*.

- Estepa sur de los Andes del Sur: *T. contrerasi* y *T. schreiteri.*
- Puna de los Andes Centrales: *T. hypselocephalus, T. laticeps, T. pinguiculus* y *T. platycephalus.*
- Puna árida de los Andes Centrales: *T. atacamensis, T. hauthali, T. marmoratus, T. pisanoi* y *T. scrocchii.*
- Yungas andinas: *T. ceiorum, T. oxycephalus* y *T. stephani.* LAVILLA *et al.* (2000b) mencionaron la presencia marginal de *T. laticeps* en esta eco-región.

Distribución por ecorregiones de agua dulce

Al tratarse de formas con hábitos marcada o completamente acuáticos, es conveniente

TABLA 1. Equivalencias entre ecorregiones de Argentina donde se ha registrado el género *Telmatobius*.

TABLE 1. Equivalences among ecoregions of Argentina where the genus *Telmatobius* has been recorded.

DINERSTEIN *et al.* (1995)	OLSON *et al.* (1998a)	BURKART *et al.* [1999?]
Estepa del Sur de los Andes	Estepa de los Andes del Sur	Altos Andes (parte) Puna (parte)
Puna de los Andes Centrales	Puna de los Andes Centrales	Puna (parte)
Puna árida de los Andes Centrales	Puna seca de los Andes Centrales	Altos Andes (parte) Puna (parte)
Yungas Andinas	Yungas Andinas	Yungas

ubicarlas también en las ecorregiones de agua dulce de América Latina establecidas por OLSON *et al.* (1998b):

Complejo altoandino: puna árida (*T. atacamensis* y *T. marmoratus*) y pampas subandinas (*T. contrerasi, T. hauthali, T. hypselocephalus, T. pinguiculus, T. platycephalus* y *T. schreiteri*).

Complejo de los valles secos interandinos: valles secos interandinos (*T. laticeps, T. pisanoi* y *T. scrocchii*).

Complejo montano de los Andes del Norte: yungas de Salta y Tucumán (*T. ceiorum, T. oxycephalus* y *T. stephani*).

Distribución por provincias geológicas

Siguiendo el principio de que tierra y vida evolucionan juntas, se creyó conveniente analizar la distribución de las especies argentinas de *Telmatobius* en relación con las provincias geológicas de la República Argentina. De acuerdo a la definición de ROLLERI (1976), las provincias geológicas son regiones caracterizadas por una determinada sucesión estratigráfica, un estilo estructural propio y rasgos geomorfológicos particulares, siendo el conjunto expresión de una particular historia geológica. Las definiciones de las provincias geológicas siguen a TURNER (1979/80) y RAMOS (1999).

El análisis de distribución basado en áreas de historia conocida cobra relevancia ante la ausencia de datos filogenéticos (información histórica) de los taxones de *Telmatobius* de la República Argentina y por el hecho que cada provincia geológica contienen diversas unidades fitogeográficas y ecorregiones terrestres o dulceacuícolas, al tiempo que ninguna de estas unidades clásicas en los análisis biogeográficos pertenece a una sola provincia (Tabla 2).

– Altiplano o puna: *T. atacamensis, T. hauthali, T. marmoratus, T. pinguiculus* y *T. scrocchii*.
– Cordillera oriental: *T. hypselocephalus* y *T. platycephalus*.
– Sierras subandinas: *T. oxycephalus*.
– Sierras pampeanas Noroccidentales: *T. ceiorum, T. laticeps, T. pisanoi* y *T. stephani*.
– Famatina: *T. schreiteri*.
– Precordillera de La Rioja, San Juan y Mendoza: *T. contrerasi*.

Síntesis de distribución

Los distintos enfoques contemplados en el análisis de la distribución geográfica de las especies de *Telmatobius* de la República Argentina (biogeográfico, ecorregiones terrestres, ecorregiones de agua dulce y provincias geológicas) están resumidos en la Tabla 3.

TABLA 2. Provincias biogeográficas y ecorregiones contenidas en las provincias geológicas donde se distribuye el género *Telmatobius* en Argentina.

TABLE 2. Biogeographical provinces and ecoregions contained in the geological provinces where the genus *Telmatobius* occurs in Argentina.

	Puna	Cordillera Central	Sierras Subandinas	S. Pampeanas Noroccidentales	Famatina	Precordillera
PROVINCIAS BIOGEOGRÁFICAS						
Yungas		x	x	x		
Puneña	x	x	x	x	x	x
Altoandina	x	x	x	x	x	x
Prepuna		x	x	x		
ECORREGIONES TERRESTRES						
Estepa Sur de los Andes del Sur	x			x	x	x
Puna de los Andes Centrales	x	x	x			
Puna Árida de los Andes Centrales	x	x				
Yungas Andinas		x	x	x		
ECORREGIONES DE AGUA DULCE						
Puna Árida	x	x	x	x	x	x
Pampas Subandinas		x	x	x	x	x
Valles Secos Interandinos		x	x	x		
Yungas de Salta y Tucumán		x	x	x		

ESTADO DE CONSERVACIÓN DE LAS ESPECIES ARGENTINAS DEL GÉNERO *Telmatobius*

Categorías de conservación

LAVILLA *et al.* (2000a) publicaron la ubicación en categorías de conservación de la batracofauna argentina, basados en una adaptación de un método propuesto originalmente por RECA *et al.* (1994). Las categorías atribuidas son las fijadas por la Dirección Nacional de Flora y Fauna Silvestres en el Decreto 666/97.

Como resultado tenemos que una especie (*Telmatobius atacamensis*) fue considerada En Peligro; siete especies (*T. ceiorum, T. hauthali, T. laticeps, T. oxycephalus, T. pisanoi, T. schreiteri,* y *T. stephani*) se incluyeron en la categoría Vulnerables y otras seis (*T. contrerasi, T. hypselocephalus, T. marmoratus, T. pinguiculus, T. platycephalus* y *T. scrocchii*) fueron consideradas Insuficientemente Conocidas (LAVILLA *et al.*, 2000a). Los valores correspondientes a cada taxón y a cada una de las variables analizadas están sintetizados en la Tabla 4.

Más recientemente, y como parte de la evaluación global de anfibios en curso, la mayoría de las especies argentinas de este género fueron catalogadas según las categorías de las Listas Rojas de la UICN (UICN, 2001). Los taxones analizados pertenecen a cuatro categorías:

– *Telmatobius atacamensis* se considera En Peligro Crítico (CR) A2ace; B1ab(i,ii,iii,v) + 2ab(i,ii,iii,v).
– *Telmatobius contrerasi* y *T. pinguiculus* se incluye en la categoría Datos Insuficientes (DD).
– *Telmatobius hauthali* y *T. oxycephalus* se consideran Vulnerables (VU), D2.
– Las restantes especies se consideran En Peligro, por diversas razones:
– *Telmatobius marmoratus*, A3cde.
– *Telmatobius ceiorum, T. hypselocephalus, T. platycephalus, T. schreiteri* y *T. stephani,* B1ab(i,ii,iii) + 2ab(i,ii,iii)

TABLA 3. Síntesis de la distribución del género *Telmatobius* en Argentina.

TABLE 3. Synthesis of the distribution of the genus *Telmatobius* in Argentina.

	T. atacamensis	*T. ceiorum*	*T. contrerasi*	*T. hauthali*	*T. hypselocephalus*	*T. laticeps*	*T. marmoratus*	*T. oxycephalus*	*T. pinguiculus*	*T. pisanoi*	*T. platycephalus*	*T. schreiteri*	*T. scrocchii*	*T. stephani*
PROVINCIAS BIOGEOGRÁFICAS														
Yungas		x						x						x
Puneña	x		x	x	x	x	x		x		x		x	
Prepuna										x		x		
ECORREGIONES TERRESTRES														
Estepa Sur de los Andes del Sur			x									x		
Puna de los Andes Centrales					x	x			x		x			
Puna Árida de los Andes Centrales	x			x			x			x			x	
Yungas Andinas		x						x						x
ECORREGIONES DE AGUA DULCE														
Puna Árida	x						x							
Pampas Subandinas			x	x	x				x		x	x		
Valles Secos Interandinos						x				x			x	
Yungas de Salta y Tucumán		x						x						x
PROVINCIAS GEOLÓGICAS														
Altiplano o Puna	x			x			x		x				x	
Cordillera Oriental					x						x			
Sierras Subandinas								x						
Sierras Pampeanas		x				x				x				x
Famatina												x		
Precordillera			x											

– *Telmatobius laticeps, T. pisanoi* y *T. scrocchii*, B1ab(i,ii,iii,v) + 2ab(i,ii,iii,v)

Ambas categorizaciones coinciden en señalar el grado de riesgo de *T. atacamensis, T. ceiorum, T. hauthali, T. laticeps, T. oxycephalus, T. pisanoi, T. schreiteri* y *T. stephani* y que *T. contrerasi* y *T. pinguiculus* son insuficientemente conocidas, existiendo discrepancias en la ubicación de las restantes. Mientras LAVILLA *et al.* (2000a) consideraron a *T. hypselocephalus, T. platycephalus* y *T. scrocchii* como Insuficientemente Conocidas, UICN (2001) las consideró como En Peligro. Estos resultados son coherentes con las diversas metodologías empleadas. Las tres especies tienen en común el hecho que, más allá de las caracterizaciones morfológicas y anatómicas presentadas en las descripciones originales, la información generada a posteriori no contiene aportes novedosos o reinterpretaciones que puedan contribuir a una categorización más precisa (LAVILLA *et al.*, 2002). Este es el fundamento básico para su inclusión en la categoría Insuficientemente Conocidas de la metodología empleada por LAVILLA *et al.* (2000a). Las tres especies tienen en común también el hecho de poseer distribuciones geográficas conocidas muy limitadas, menores a 10 localidades registradas, al

TABLA 4. Valores del Indice de Categorización de las especies argentinas del género *Telmatobius.* DICIN: Distribución Continental, DINAC: Distribución nacional, AUHA: Amplitud del uso del hábitat, AUEVE: Amplitud del uso del espacio vertical, TAM: Tamaño, POTRE: Potencial reproductivo, AMTRO: Amplitud trófica, ABUND: Abundancia, SINTA: Singularidad taxonómica, SING: Singularidad, ACEXT: Acciones extractivas, PROT: Protección, IC: Índice de categorización, CATEG: Categoría de conservación, EP: En Peligro, V: Vulnerable, IC: Insuficientemente Conocida (LAVILLA *et al*., 2000a).

TABLE 4. Values of the Categorization Index of the Argentinean species of the genus *Telmatobius.* DICIN: Continental Distribution, DINAC: National Distribution, AUHA: Habitat Use Breadth, AUEVE: Vertical Space Use Breadth, TAM: Size, POTRE: Reproductive Potential, AMTRO: Diet Breadth, ABUND: Abundance, SINTA: Taxonomic Singularity, SING: Singularity, ACEXT: Extractive Actions, PROT: Protection, IC: Categorization Index, CATEG: Conservation Category, EP: Endangered, V: Vulnerable, IC: Data Deficient (LAVILLA *et al*., 2000a).

	DICON	DINAC	AUHA	AUEVE	TAM	POTRE	AMTRO	ABUND	SINTA	SING	ACEXT	PROT	IC	CATEG
T. atacamensis	3	5	2	2	0	1?	1	2	0	1	5	3	25?	EP
T. ceiorum	3	4	2	2	0	1?	1	2	0	1	0	2	18?	V
T. contrerasi	3	5	2	2	0	1?	1	2	0	1	0	3	20?	IC
T. hauthali	3	5	2	2	0	1?	1	2	0	1	0	3	20?	V
T. hypselocephalus	3	5	2	2	0	1?	1	2	0	1	0	3	20?	IC
T. laticeps	3	4	2	2	1	0	1	2	0	1	0	3	19	V
T. marmoratus	2	4	2	2	0	1?	1	2	0	0	1	2	17?	IC
T. oxycephalus	3	4	2	2	0	1?	1	2	0	1	0	2	18?	V
T. pinguiculus	3	5	2	2	0	1?	1	2	0	1	0	3	20?	IC
T. pisanoi	3	4	2	2	0	1	1	2	0	1	0	3	19	V
T. platycephalus	3	5	2	2	0	1?	1	2	0	1	0	3	20?	IC
T. scrocchii	3	5	2	2	0	1?	1	2	0	1	0	3	20?	IC
T. schreiteri	3	4	2	2	0	1?	1	2	0	1	0	3	19?	V
T. stephani	3	5	2	2	0	1?	1	2	0	1	0	3	20?	V

tiempo de ser conocidas por un número extremadamente bajo de individuos en colecciones (nueve ejemplares en *T. hypselocephalus,* 13 en *T. platycephalus* y 130 en *T. scrocchii*), hechos que avalan su inclusión en la categoría Vulnerable según UICN (2001).

Finalmente, las poblaciones argentinas atribuidas a *T. marmoratus* fueron consideradas Insuficientemente Conocidas por LAVILLA *et al.* (2000a, 2002) dado que este nombre fue aplicado a un conjunto aparentemente heterogéneo de poblaciones de la Provincia de Jujuy, que necesitan revisión. En la categorización según los criterios de UICN (2001) se la consideró En Peligro por las presiones que soporta en su rango de distribución.

Amenazas y disminuciones poblacionales

De las 12 variables utilizadas en el método de RECA *et al.* (1994) para la categorización de los anfibios de Argentina (LAVILLA *et al.*, 2000a), solamente una, Acciones extractivas (ACEXT) tiene que ver con las acciones humanas directas sobre la fauna. Fue definido originalmente como "todas las acciones humanas que implican remoción de individuos de poblaciones naturales", a lo que se agregaron, con valor máximo, las "alteraciones irreversibles del hábitat" (RECA *et al.*, 1994; LAVILLA *et al.*, 2000a). Ante la evidencia de que el parámetro no consideraba otras alteraciones ambientales, reales o potenciales y probablemente reversibles, a las que se enfrentaban los anfibios de Argentina,

LAVILLA (2001) analizó las causas propuestas como las principales responsables de las declinaciones poblacionales y extinciones de poblaciones de anfibios a escala mundial, basado en evidencias directas e indirectas disponibles para el país.

El análisis se realizó dividiendo a la República Argentina en ocho regiones operacionales (no biológicas) de acuerdo a las actividades humanas que se desarrollan en ellas. El género *Telmatobius* está restringido a dos de ellas, las regiones I (media y alta montaña del noroeste) y II (selvas montanas).

Región I. – Media y alta montaña del Noroeste Argentino: Corresponde a las ecorregiones Estepa del Sur de los Andes del Sur, Puna de los Andes Centrales y Puna Árida de los Andes Centrales de DINERSTEIN *et al.* (1995) y sus equivalencias con OLSON *et al.* (1998a) y BURKART *et al.* [1999?] (véase su Tabla 9.I), a la Región Andes del Sur de SARMIENTO *et al.* (1999) y a las provincias fitogeográficas Prepuneña, Puneña y región norte de Altoandina (CABRERA, 1976). Los impactos y amenazas detectados incluyen sobrepastoreo, cultivos, contaminación derivada de actividades mineras, extracción de bloques de turberas de fanerógamas, travesías en vehículos todo terreno, introducción de especies exóticas (especialmente salmónidos y cérvidos), aumento de radiación UV y la probable disminución de las precipitaciones de acuerdo a los modelos de cambio climático global. En esta región se registraron *Telmatobius atacamensis, T. contrerasi, T. hauthali, T. hypselocephalus, T. laticeps, T. marmoratus, T. pinguiculus, T. pisanoi, T. platycephalus, T. schreiteri* y *T. scrocchii.*

Región II. – Selvas montanas del Noroeste Argentino: Corresponde a la eco-región Yungas Andinas de DINERSTEIN *et al.* (1995) y sus equivalencias con OLSON *et al.* (1998a) y BURKART *et al.* [1999?] (véase su Tabla 9.I) y a la provincia fitogeográfica de las Yungas. Los impactos y amenazas detectados incluyen la alteración de ambientes boscosos por tala rasas y tala selectiva, la alteración de cursos de agua por impactos directos e indirectos (destrucción de cabeceras de cuenca) crecimiento urbano, contaminación por plaguicidas, herbicidas y fertilizantes, la probable disminución de las precipitaciones de acuerdo a los modelos de cambio climático global y, en menor medida, los pedimentos mineros. En esta región se han registrado *T. ceiorum, T. oxycephalus* y *T. stephani.*

Merece la pena mencionar que desde el año 2002 no se registraron ejemplares de *Telmatobius laticeps, T. pisanoi* y *T. scrocchi* en áreas donde eran frecuentes, aunque todavía no se ha explorado la totalidad de sus respectivos rangos de distribución.

EPÍLOGO

En una apretada síntesis se analizó la información generada sobre las especies argentinas del género *Telmatobius* en el período comprendido entre 1895 (cuando Julio Koslowsky lo citó por primera vez para el país) y la actualidad, haciendo hincapié en algunos aspectos taxonómicos, anatómicos, fisiológicos, bioacústicos, larvales, hábitats, hábitos, distribución geográfica y estado de protección. Aunque la información disponible es proporcionalmente abundante cuando se la compara con la disponible para otros países en el rango de este género, de lo expuesto surgen los numerosos vacíos de información, cuya enumeración sería extremadamente larga y tediosa. Nuestro propósito se verá cumplido si esta contribución sirve de estímulo para que más herpetólogos se sumen al estudio de este interesante género.

REFERENCIAS

ALCAIDE DE PUCCI, M.F., DE MOPTY, S. & TERÁN, H.R. (1992): Análisis histoquímico de las mucinas de la lengua de tres especies de la fam. Leptodactylidae (Anura). *Acta Zoologica Lilloana*, 42: 35-40.

ALTIG, R.A. & JOHNSTON, G.F. (1986): Major characteristics of free living anuran tadpoles. *Smithsonian Herpetological Information Service*, 67: 1-75.

ANDERSSON, L.G. (1906): On batrachians from Bolivia, Argentina and Perú, collected by Erland Nordenskiold 1901-1902 and Nils Holmgren 1904-1905. *Arkiv för Zoologi*, 3: 1-19.

BARBIERI, F.D. (1954a): Observaciones preliminares sobre los cromosomas de *Telmatobius schreiteri*. *Scientia Genetica*, 4: 223-226.

BARBIERI, F.D. (1954b): Un caso de reversión heterotípica en tejido somático de un batracio anuro del género *Telmatobius*. *Scientia Genetica*, 4: 272-274.

BARBOUR, T. & NOBLE, G.K. (1920): Some amphibians of northwestern Peru, with a revision of the genera *Phyllobates* and *Telmatobius*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, LXIII : 395-427.

BERG, G. (1896/97): Batracios argentinos. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, 5: 147-226.

BERTONATTI, C. (1994): Lista propuesta de anfibios y reptiles amenazados de extinción. *Cuadernos de Herpetología*, 8: 164-171.

BOGART, J.P. (1973): Evolution of anuran karyotypes. Pp. 337-349, *in*: Vial, J.L. (ed.), *Evolutionary Biology of Anurans. Contemporary Research on Major Problems*. University of Missouri Press, Columbia, Missouri, USA.

BOTTARI, C.V. (1972): Caracteres isoalométricos en larvas de *Telmatobius. Acta Zoologica Lilloana,* 29: 47-65.

BOULENGER, G.A. (1882): *Catalogue of the Batrachia Salientia s. Ecaudata in the Collection of the British Museum*. British Museum, London.

BRUM-ZORRILLA, N. & SÁEZ, F.A. (1968): Chromosomes of Leptodactylidae. *Experientia*, 24: 969.

BURKART, R., BÁRBARO, N.O., SÁNCHEZ, R.O. & GÓMEZ, D.A. [1999?]: *Ecorregiones de Argentina.* Sec. Recursos Naturales y Desarrollo Sustentable-Administración de Parques Nacionales-Programa de Desarrollo Institucional Ambiental (PRODIA), Buenos Aires, Argentina.

CABRERA, A.L. (1976): Regiones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*, 2: 1-85.

CABRERA, A.L. & WILLINK, A. (1973): Biogeografía de América Latina. *Organización de Estados Americanos, Serie Biología, Monografía*, 13: 1-120.

CEI, J.M. (1949): Sobre la biología sexual de un batracio de grande altura de la región andina (*Telmatobius schreiteri* Vellard). *Acta Zoologica Lilloana*, 7: 467-488.

CEI, J.M. (1953): Recienti ricerche e anticipazioni sulla biologia degli amphibi dell'Argentina. *Archivio Zoologico Italiano*, 38: 507-534.

CEI, J.M. (1956): Nueva lista sistemática de los batracios de Argentina y breves notas sobre su biología y ecología. *Investigaciones Zoológicas Chilenas*, 3: 35-68.

CEI, J.M. (1959): Hallazgos herpetológicos y ampliación de la distribución geográfica de las especies argentinas. *Actas y Trabajos del Primer Congreso Sudamericano de Zoología, La Plata*, 1: 209-210.

CEI, J.M. (1965): Ciclos gametogénicos contínuos y discontínuos en anuros neotropi-

cales. *Publicaciones Ocasionales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional de Cuyo*, 5: 1-8.

CEI, J.M. (1970): La posición filética de los Telmatobiinae, su discusión reciente y significado crítico de algunos inmunotests. *Acta Zoologica Lilloana*, 27: 181-192.

CEI, J.M. (1977): A new species of *Telmatobius* from the northern mountains of San Juan, Argentina (Anura: Leptodactylidae). *Journal of Herpetology*, 11: 359-361.

CEI, J.M. (1980): Amphibians of Argentina. *Monitore Zoologico Italiano (Nuova Serie), Monografía*, 2: 1-609.

CEI, J.M. (1987): Additional notes to "Amphibians of Argentina": an update, 1980-1986. *Monitore Zoologico Italiano*, 21: 209-272.

CEI, J.M. & CASTRO, L.P. (1978): Atlas de los vertebrados inferiores de la región de Cuyo. *Publicaciones Ocasionales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional de Cuyo, Serie Científica*, 2: 1-38.

COMBES, C. & LAURENT, R.F. (1978): Deux nouveau Polystomatidae (Monogenea) de République Argentine. *Acta Zoologica Lilloana*, 33: 85-91.

COMBES, C. & LAURENT, R.F. (1979): Les monogenes Polystomatidae de République Argentine: description de deux nouvelles espèces et essai de synthèse. *Revista Ibérica de Parasitología*, 79: 545-557.

CHEBEZ, J.C. (1994): *Los que se Van. Especies Argentinas en Peligro*. Ed. Albatros, Buenos Aires.

DE LA RIVA, I. (1994): A new aquatic frog of the genus *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) from Bolivian cloud forests. *Herpetologica*, 50: 38 - 45.

DE LA RIVA, I. (2005): Bolivian frogs of the genus *Telmatobius*: synopsis, taxonomic comments, and description of a new species. Pp. 65-101, *in*: este volumen.

DINERSTEIN, E.D., OLSON, M., GRAHAM, D.J., WEBSTER, A.L., PRIMM, S.A., BOOKBINDER, M.P. & LEDEC, G. (1995): *Una Evaluación del Estado de Conservación de las Ecorregiones Terrestres de América Latina y el Caribe*. Fondo Mundial para la Naturaleza + Banco Mundial, Washington, D.C.

FABREZI, M. (2001): A survey of prepollex and prehallux variation in anuran limbs. *Zoological Journal of the Linnaean Society*, 131: 227-248.

FERNÁNDEZ, K. (1926): Sobre la biología y reproducción de batracios argentinos. Segunda parte. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 29: 271-320.

FREIBERG, M.A. (1942): Enumeración sistemática y distribución geográfica de los batracios argentinos. *Physis (Buenos Aires)*, 19: 219-240.

FRITZSCH, B, DREWES, R.C. & RUIBAL, R. (1987): The retention of the lateral line nucleus in adult anurans. *Copeia*, 1987: 127-135.

FROST, D.R. (1985): *Amphibian Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*. Allen Press, Kansas.

GALLARDO, J.M. (1962): Los géneros *Telmatobius* y *Batrachophrynus* en la Argentina (Anura: Leptodactylidae). *Neotropica*, 8: 45-58.

GALLARDO, J.M. (1987a): *Anfibios Argentinos. Guía para su Identificación*. Biblioteca Mosaico, Buenos Aires.

GALLARDO, J.M. (1987b): Anfibios argentinos. Parte 1. *Amphibia & Reptilia (Conservación)*, 1: 60-66.

GALLARDO, J.M. & VARELA DE OLMEDO, E. (1992): Anfibios de la República Argentina: ecología y comportamiento. *Fauna Argentina de Agua Dulce*, 41: 1-116.

GORHAM, S.W. (1966): Liste der rezenten

Amphibien und Reptilien. *Das Tierreich*, 85: 1-222.

GORHAM, S.W. (1974): *Check-List of World Amphibians up to January 1, 1970*. The New Brunswick Museum. St. John, Canada.

GOSNER, K.L. (1960): A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16: 183-190.

HAAS, A. (1995): Cranial features of dendrobatid larvae (Amphibia: Anura: Dendrobatidae). *Journal of Morphology*, 224: 241-264.

HARDING, K.A. (1983): *Catalogue of New World Amphibians*. Pergamon Press, Oxford.

HEYER, W.R. (1975): A preliminary analysis of the intergeneric relationships of the frog family Leptodactylidae. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 199: 1-55.

HUTCHINSON, V.H. (1982): Physiological ecology of the telmatobiid frogs of Lake Titicaca. *National Geographic Society Research Report*, 14: 357-361.

HUTCHINSON, V.H., HAINES, H.B. & ENGBRETSON, G. (1976): Aquatic life at high altitude: respiratory adaptations in the Lake Titicaca frog, *Telmatobius culeus*. *Respiration Physiology*, 27: 115-129.

KOSLOWSKY, J. (1895): Batracios y reptiles de Rioja y Catamarca recogidos durante los meses de febrero a mayo de 1895. *Revista del Museo de La Plata*, 6: 333-344.

KWON, A.S. & LEE, Y. H. (1996): Comparative spermatology of anurans with special references to phylogeny. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 166: 321-332.

LAURENT, R.F. (1970a): Dos nuevas especies argentinas del género *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae). *Acta Zoologica Lilloana*, 25: 207-226.

LAURENT, R.F. (1970b): Contribución a la biometría de algunas especies argentinas del género *Telmatobius*. *Acta Zoologica Lilloana*, 25: 279-302.

LAURENT, R.F. (1973): Nuevos datos sobre el género *Telmatobius* en el noroeste argentino, con la descripción de una nueva especie de la Sierra del Manchao. *Acta Zoologica Lilloana*, 30: 163-187.

LAURENT, R.F. (1977): Contribución al conocimiento del género *Telmatobius*. 4a nota. *Acta Zoologica Lilloana*, 32: 189-206.

LAURENT, R.F. & LAVILLA, E.O. (1986): Redescripción de *Telmatobius hauthali* Koslowsky (Anura: Leptodactylidae) y descripción de una nueva especie del mismo género. *Cuadernos de Herpetología*, 2: 1-24.

LAURENT, R.F. & LAVILLA, E.O. (1991 "1990"): Information complementaire sur les *Telmatobius* (Leptodactylidae) de El Moreno (Jujuy, Argentine). *Alytes*, 8: 105-106.

LAURENT, R.F. & TERÁN, E.M. (1981): Lista de los anfibios y reptiles de la Provincia de Tucumán. *Fundación Miguel Lillo, Miscelanea*, 71: 1-15.

LAVILLA, E.O. (1979): *Larvas de Telmatobius (Anura: Leptodactylidae) de las Regiones Montañosas Extracordilleranas del Noroeste Argentino: Notas sobre su Sistemática y Ecología*. Tesis Inédita, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Tucumán.

LAVILLA, E.O. (1983): *Sistemática de Larvas de Telmatobiinae (Anura: Leptodactylidae)*. Tesis Inédita, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Tucumán.

LAVILLA, E.O. (1984a): Larvas de *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) de la provincia de Tucumán (Argentina). *Acta Zoologica Lilloana*, 38: 69-79.

LAVILLA, E.O. (1984b): Redescubrimiento de

Telmatobius hauthali Koslowsky, 1895, y descripción de su larva. *Acta Zoologica Lilloana*, 38: 51-57.

LAVILLA, E.O. (1985): Diagnosis genérica y agrupación de las especies de *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) en base a caracteres larvales. *Physis (Buenos Aires), Sección B,* 43: 63-67.

LAVILLA, E.O. (1988): Lower Telmatobiinae (Anura: Leptodactylidae): generic diagnoses based on larval characters. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 124: 1-19.

LAVILLA, E.O. (1992): Estructura del condrocráneo y esqueleto visceral de larvas de *Alsodes barrioi* (Anura: Leptodactylidae). *Acta Zoologica Lilloana*, 42: 13-18.

LAVILLA, E.O. (1994 "1992"): Tipos portadores de nombre y localidades tipo de anfibios de Argentina. *Acta Zoologica Lilloana*, 42: 61-100.

LAVILLA, E.O. (2001): Amenazas, declinaciones poblacionales y extinciones en anfibios argentinos. *Cuadernos de Herpetología*, 15: 59-82.

LAVILLA, E.O. & CEI, J.M. (2001): *Amphibians of Argentina. A Second Update, 1987-2000*. Monografía XXVII, Museo Regionale di Scienze Naturale, Torino.

LAVILLA, E.O. & DE LA RIVA. I. (1993): La larva de *Telmatobius bolivianus* (Anura: Leptodactylidae). *Alytes*, 11: 37-46.

LAVILLA, E.O. & FABREZI, M. (1993 "1990"): Anatomía del condrocráneo en larvas de tres especies de *Telmatobius* del grupo meridional (Anura: Leptodactylidae). *Physis (Buenos Aires), Sección B,* 48: 39-46.

LAVILLA, E.O. & KRETSZCHMAR, S.Z. (1998): La identificacion de los tipos portadores de nombre y localidades tipo de *Telmatobius barrioi* (Leptodactylidae) y *Gastrotheca christiani* (Hylidae). *Acta Zoologica Lilloana*, 44: 219-222.

LAVILLA, E.O. & LAURENT, R.F. (1988a): Deux nouvelles espèces du genre *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) en provenance de El Moreno (Province de Jujuy, Argentine). *Alytes*, 7: 77-89.

LAVILLA, E.O. & LAURENT, R.F. (1988b): A new species of *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) from Catamarca, Argentina. *Alytes*, 7: 90-96.

LAVILLA, E.O. & MANZANO, A.S. (1995): La batracofauna de las selvas de montaña del Noroeste Argentino: consideraciones generales y estudio de un caso. Pp. 157-162, *in*: Brown, A.D. & Grau, H.R. (eds.), *Investigación, Conservación y Desarrollo de la Selva Subtropical de Montaña*. LIEY, Tucumán.

LAVILLA, E.O. & SCROCCHI, G.J. (1986): Morfometría larval de los géneros de Telmatobiinae (Anura: Leptodactylidae) de Argentina y Chile. *Physis (Buenos Aires), Sección B,* 44: 39-43.

LAVILLA, E.O. & SCROCCHI, G.J. (1992): Herpetofauna de las Yungas de la provincia de Tucumán (Argentina). I. Lista faunística y clave para la identificación de anfibios. *Yungas*, 2: 4-5.

LAVILLA, E.O, SCROCCHI, G.J. & LAURENT, R.F. (1993): Claves para la identificación de los anfibios y reptiles de la provincia de Tucumán, Argentina. *Fundación Miguel Lillo, Miscelanea*, 95: 1-29.

LAVILLA, E.O., PONSSA, M.L., BALDO, D., BASSO, N., BOSSO, A., CÉSPEDEZ, J., CHEBEZ, J.C., FAIVOVICH, J., FERRARI, L., LAJMANOVICH, R., LANGONE, J.A., PELTZER, P., UBEDA, C., VAIRA, M. & VERA CANDIOTI, F. (2000a): Categorización de los anfibios de Argentina. Pp. 11-34, *in*: Lavilla, E.O., Richard, E. & Scrocchi, G.J. (eds.), *Categorización de los Anfibios y Reptiles de la República Argentina, Edición Especial*. Asociación Herpetológica Argentina, Tucumán.

LAVILLA, E.O., VAIRA, M., PONSSA, M.L. & FERRARI, L. (2000b): Batracofauna de las Yungas Andinas de Argentina: una síntesis. *Cuadernos de Herpetología*, 14: 5-26.

LAVILLA, E.O., BARRIONUEVO, J.S. & BALDO, J.D. (2002): Los anfibios insuficientemente conocidos en Argentina: una reevaluación. *Cuadernos de Herpetología*, 16: 99-118.

LEVITON, A.E., GIBBS, R.H., HEAL, E. & DAWSON, C.E. (1985): Standards in herpetology and ichthyology: Part I. Standard symbolic codes for institutional resource collections in herpetology and ichthyology. *Copeia*, 1985: 802-832.

LOBO GAVIOLA, F.J. (1989): *Osteología Comparada de Tres Especies de Telmatobius (Anura: Leptodactylidae) de la Provincia de Tucumán (Argentina)*. Tesis Inédita, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Tucumán.

LYNCH, J.D. (1971): Evolutionary relationships, osteology and zoogeography of Leptodactyloid frogs. *The University of Kansas Museum of Natural History, Miscelaneous Publications*, 53: 1-238.

LYNCH, J.D. (1978): A re-assessment of the telmatobiine leptodactyloid frogs of Patagonia. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 72: 1-57.

LYNCH, J.D. (1986): Origins of the high andean herpetological fauna. Pp. 478-499, *in*: Vuilleumier, F. & Monasterio, M. (eds.), *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press, New York.

MACEDO, H. DE. (1960): Vergleichende Untersuchungen an Arten der Gattung *Telmatobius* (Amphibia: Anura). *Zeitschrift fur Wissenschaftliche Zoologie*, 163: 355-396.

MANGIONE DE MOPTY, S., TERÁN, H.R. & ALCAIDE DE PUCCI, M. (1992): Histomorfología lingual en relación con los hábitos alimenticios en tres especies de anuros (Fam. Leptodactylidae). *Acta Zoologica Lilloana*, 42: 143-148.

MANZUR, B.E. (1978): Estudio estadístico de algunas especies del género *Telmatobius*. *Fundación Miguel Lillo, Miscelánea,* 63: 1-23.

MAXSON, L.R. & HEYER, W.R. (1982): Leptodactylid frogs and the brasilian shield: an old and continuing adaptive relationship. *Biotropica*, 14: 10-15.

MONTERO, R. & PISANÓ, A. (1990): Ciclo espermatogénico de dos especies de *Telmatobius* del noroeste Argentino. *Amphibia-Reptilia*, 11: 97-110.

MONTERO, R. & PISANÓ, A. (1992 "1991"): Ciclo anual de la vitelogénesis en tres especies de anuros del noroeste argentino. *Alytes*, 9: 103-119.

MORESCALCHI, A. (1973): Amphibia. Pp. 233-348, *in*: Chiarelli, A.B. & Capanna, E. (eds.), *Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution*. Academic Press, London.

NIEDEN, F. (1923): Anura I. Subordo Aglossa und Phaneroglossa, Sectio 1 Arcifera. *Das Tierreich,* 46: 1-584.

OLROG, C.C. (1973): Notas ornitológicas. IX. Sobre la colección del Instituto Miguel Lillo de Tucumán. *Acta Zoologica Lilloana*, 30: 7-11.

OLSON, D., DINERSTEIN, E., HEDAO, P., WALTERS, S., LOUCKS, C., KURA, Y., KASSEM, K., WEBSTER, A. & BOOKBINDER, M. (1998a): Ecoregions of Latin America and the Caribbean (Mapa). Conservation Science Program, WWF-US.

OLSON, D., DINERSTEIN, E., CANEVARI, P., DAVIDSON, I., CASTRO, G., MORISSET, V., ABELL, R. & TOLEDO, E. (1998b): *Freshwater Biodiversity of Latin America and the Caribbean: A Conservation Assessment*. Biodiversity Support Program, Washington, D.C.

PARKER, H.W. (1940): Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca under the leadership of Mr. H. Cary Gilson, M.A.-XII-Amphibia. *Transactions of the Linnean Society of London*, 3: 203-216.

PENNA, M. & VELOSO, A. (1987): Vocalization by andean frogs of the genus *Telmatobius* (Leptodactylidae). *Herpetologica*, 43: 202-210.

PHILIPPI, R.A. (1902): *Supplemento a los Batraquios Chilenos Descritos en la Historia Fisica y Política de Chile de Don Claudio Gay*. Edición Privada, Santiago Chile.

PISANÓ, A. (1954/57): Factores de especialización endócrino-sexual en anfibios de alta montaña y de otras regiones del noroeste argentino. *Anales del Departamento de Investigación Científica (DIC), Universidad Nacional de Cuyo*, 2: 1-28.

PISANÓ, A. (1955): Notas ecológicas sobre la vida larvaria de *Telmatobius schreiteri*. *Ciencia e Investigación*, 11: 86-91.

PISANÓ, A. (1957): Studio comparativo della correlazione endocrina in anfibi argentini di alta montagna e pianura con spermatogenesi continua. *Archivio Zoologico Italiano*, 42: 161-184.

PISANÓ, A. (1958): Variaciones somáticas en larvas de *Telmatobius hauthali schreiteri* de la cordillera andina. *Acta Zoologica Lilloana*, 16: 5-12.

PISANÓ, A. & ADLER, R. (1968): Submicroscopical aspects of *Telmatobius hauthali schreiteri* spermatids. *Zeitschrift fuer Zellforschung*, 87: 345-349.

PISANÓ, A. & LEGNAME, A.H. (1957/58): La tiroides en larvas normales y enanas de *Telmatobius hauthali schreiteri*. *Archivos de Bioquímica, Química y Farmacia*, 8: 271-277.

PISANÓ, A. & RENGEL, D. (1954): Enanismo en larvas de *Telmatobius hauthali schreiteri* de las altas montañas del oeste argentino. *Scientia Genetica*, 4: 227-271.

PISANÓ, A. & RENGEL, D. (1970): The effects of purified FSH and LH on larval gonads of *Telmatobius hauthali schreiteri*. *Archivio Zoologico Italiano*, 55: 49-58.

RAMOS, V.A. (1999): Las provincias geológicas del territorio argentino. Pp. 41-96, *in*: Caminos, R. (ed.), *Geología Argentina.* Subsecretaría de Minería de la Nación, Servicio Geológico Minero Argentino e Instituto de Geología y Recursos Naturales, Buenos Aires, Argentina.

RECA, A., UBEDA, C. & GRIGERA, D. (1994): Conservación de la fauna de tetrápodos. I. Un índice para su evaluación. *Mastozoología Neotropical*, 1: 17-28.

RENGEL, D. (1949): La vibración preventiva como carácter ambisexual en algunos batracios de la provincia de Tucumán. *Acta Zoologica Lilloana*, 7: 353-358.

RENGEL, D. (1962): Características de las gónadas larvales en las formas normal y enana de *Telmatobius hauthali schreiteri*. *Archivos de Bioquímica, Química y Farmacia*, 10: 49-60.

RENGEL, D. & PISANÓ, A. (1977): Factors of deutoplasmolysis in *Telmatobius hauthali*. *Acta Embryologiae Experimentalis*, 2: 163-169.

RENGEL, D. & PISANÓ, A. (1981): Il differeziamento sessuale della gonade di *Phyllomedusa sauvagii*. *Rendiconto dell'Accademia delle Scienze Fisiche e Matematiche*, 48: 329-335.

RENGEL, D., PAZ, D. & PISANÓ, A. (1998a): Luminiscence in larval and adult erythrocytes of *Telmatobius laticeps* and *Bufo arenarum*. *Comunicaciones Biológicas,* 6: 243-249.

RENGEL, D., PAZ, D. & PISANÓ, A. (1998b): Luminiscence in erythrocites of different amphibian larvae. *Microscopía Electrónica y Biología Celular*, 12: 47-58.

Rivera, A., Zegarra, F. Bornaz, G. Alarcon, J. & Paz, B. (1980): Aspectos de la oogénesis en *Telmatobius arequipensis*. *Ciéncia e Cultura,* 32: 1072-1078.

Rolleri, E.O. (1976): Sistema de Santa Bárbara. *Actas VI Congreso Geológico Argentino*, I: 240-255.

Sarmiento, J., Barrera, S. Caziani, S. & Derlindati, E.J. (1999): Región 6. Andes del Sur (Argentina). Pp. 171-180, *in*: Canevari, P., Blanco, D., Bucher, E., Castro, G. & Davidson, E. (eds.), *Los Humedales de la Argentina: Clasificación, Situación Actual, Conservación y Legislación*. Wetlands International Publ. 46.

Trueb, L. (1979): Leptodactylid frogs of the genus *Telmatobius* in Ecuador, with the description of a new species. *Copeia*, 1979: 714-733.

Turner, J.C.M. (ed.) (1979/80): *Geología Regional Argentina*. Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, Argentina.

Tyler, L.W., Piotrowsky, D.C. & Kaltenbach, J.C. (1985): Tadpole erythrocites: luminiscent properties with dark field microscope. *Journal of Morphology*, 184: 343-350.

UICN (2001): *Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1*. Comisión de Supervivencia de Especies de la UICN, Gland, Suiza. <http://iucn.org/themes/ssc/redlists/RLcats2001booklet.html>

Van Dijk, D.E. (1966): Systematics and field keys to the families, genera and described species of Southern Africa anuran tadpoles. *Annals of the Natal Museum*, 18: 231-286.

Vellard, J. (1946): El género *Telmatobius* en la República Argentina. *Acta Zoologica Lilloana*, 3: 313-326.

Vellard, J. (1951): Estudios sobre batracios andinos. I. El grupo *Telmatobius* y formas afines. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"*, 1: 1-89.

Wiens, J.J. (1993): Systematics of the Leptodactylid frog genus *Telmatobius* in the Andes of northern Peru. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 162: 1-76.

Witschi, E. (1924): Die Beweise für die Umwandlung weiblicher Jungfroesche in männliche nach uteriner Ueberreife de Eier. *Archiv für Entwicklung der Mechanischen Organismen*, 102: 168-174.

Monogr. Herpetol. (2005) 7:167-185

The *Telmatobius* species complex in Lake Titicaca: applying phylogeographic and coalescent approaches to evolutionary studies of highly polymorphic Andean frogs

EDGAR BENAVIDES

Department of Integrative Biology and M.L. Bean Museum, Brigham Young University, 401 WIDB, Provo, Utah, 84602 USA
(e-mail: eb235@email.byu.edu)

Abstract: The genus *Telmatobius* is a fascinating group of amphibians of the Andean Range, both because of its species diversity and because of its successful adaptation to high altitude aquatic environments. Additionally, most species exhibit impressive levels of phenotypic variation. In this contribution, I reexamine and extend the results obtained in a previous assessment of species boundaries of the Lake Titicaca *Telmatobius* complex by presenting genealogical information obtained from a fast evolving mitochondrial marker. I use a combination of methods that complement the phylogenetic approach and cross-validate demographic inferences drawn from a nested clade analysis (NCA). The results suggest the absence of reciprocal monophyly for the two species previously recognized as *T. culeus sensu lato* and *T. marmoratus*. Results of NCA also provided support for the recognition of two clades that are preferentially, but not exclusively, composed by “riverine” and “lacustrine” populations. Furthermore, the combination of information drawn from estimates of nucleotide diversity, neutrality tests, and haplotype mismatch distribution supported the hypothesis of significantly different demographic histories for these two clades. Lacustrine populations seem to have undergone a genetic bottleneck effect while riverine populations seem to have maintained their historical effective population sizes.
Key words: Amphibia, Bolivia, Peru, phylogeny, population genetics, *Telmatobius.*

Resumen: El complejo de especies de *Telmatobius* en el lago Titicaca: aplicando aproximaciones filogeográficas y coalescentes a estudios evolutivos de ranas andinas altamente polimórficas. – El género *Telmatobius* es un fascinante grupo de anfibios andinos. Es interesante por su diversidad específica, así como también por su exitosa adaptación a ambientes acuáticos de gran altura. Adicionalmente, este género se caracteriza por mostrar una impresionante plasticidad fenotípica. En esta contribución, se examinan y extienden los resultados obtenidos de un estudio previo acerca de los límites interespecíficos de las especies de *Telmatobius* del lago Titicaca. Se utiliza para ello información obtenida de un marcador mitocondrial de evolución rápida. Se utiliza una combinación de métodos que complementan los resultados de filogenia tradicional y de inferencias demográficas logradas aplicando un análisis de clados encajados (NCA por sus siglas en inglés). Los resultados sugieren que las poblaciones del lago Titicaca previamente asignadas a *T. culeus sensu lato* y *T. marmoratus* no constituyen grupos monofiléticos. Los resultados del NCA indican, asimismo, la existencia de dos grupos aproximadamente compuestos por poblaciones lacustres y poblaciones riparias. Adicionalmente, la información obtenida a partir de estimadores de diversidad nucleotídica, tests de neutralidad y de distribución de haplotipos pareados (MDA) apoya la conclusión de que estos dos grupos de poblaciones muestran historias demográficas distintas. Se presenta evidencia de que las poblaciones lacustres son el resultado de un efecto de cuello de botella reciente, en tanto que las poblaciones riparias han mantenido un tamaño poblacional constante.
Palabras clave: Amphibia, Bolivia, filogenia, genética poblacional, Perú, *Telmatobius.*

INTRODUCTION

The genus *Telmatobius* is one of the most interesting groups of amphibians of the Andean Range, both because of its diversity (approximately 50 species are known; BENAVIDES *et al*., 2002; DE LA RIVA, 2002) and because of its putative adaptation to high altitude aquatic environments (CEI, 1986). One notable feature of this group is its somewhat conservative morphology at a generic level, coupled with impressive levels of intra-specific variability. This phenotypic plasticity is not only related to external features such as size, coloration or external morphology (TRUEB, 1979) but also to some osteological characters (WIENS, 1993; FORMAS *et al*., 2003).

In a previous paper, BENAVIDES *et al*. (2002) used morphological and allozyme data to address the issue of species boundaries among four taxa inhabiting the Titicaca Basin; these taxa are characterized by quite remarkable differences in body sizes and by the fact that they seem to occupy well defined habitats within the lake as well as in the outer surrounding basin. Specifically, *T. culeus* and *T. albiventris* are entirely lacustrine, whereas *T. crawfordi* and *T. marmoratus* reside in small streams and ponds to the north of, and around the perimeter of Lake Titicaca, respectively. These authors found that, despite high levels of morphological variation, when body size was removed as a descriptor of morphological variability, the four putative subspecies of *T. albiventris*, and populations assigned to *T. culeus* and *T. crawfordi*, comprised a single species, whereas the putative *T. marmoratus* maintained its distinction. These results were independently confirmed by screening of 25 allozyme loci (BENAVIDES *et al*., 2002); no allelic differentiation was observed for any "species" except *T. marmoratus*, which could be diagnosed by non-fixed but exclusive (= private) alleles in three loci. BENAVIDES *et al*. (2002) concluded that only two species should be recognized in the Titicaca Basin: (1) *T. marmoratus*, found in streams and ponds around Lake Titicaca, and (2) *T. culeus* confined to Lake Titicaca and nearby interconnected lagoons.

The above-cited study provided well-supported species boundaries among the *Telmatobius* taxa of Lake Titicaca. Nonetheless, it was based on allozyme polymorphisms and morphometric characters only, thus limited genealogical information could be drawn. Furthermore, impoverished levels of genetic variability among populations of Lake Titicaca itself precluded estimates of gene flow, although it also suggested that limited allozyme variation may reflect recent bottlenecks presumably associated with dramatic late Pleistocene changes in lake levels and salinity (BENAVIDES *et al*., 2002).

In this paper, I reexamine and extend the results obtained in the previous assessment of species boundaries and relationships of the Lake Titicaca *Telmatobius* complex by presenting genealogical information obtained from a fast evolving mitochondrial marker.

MATERIALS AND METHODS

Taxon sampling

One hundred and thirteen specimens from 10 localities within the Lake Titicaca Basin, and a single outgroup taxon (*T. vilamensis* from Estero Vilama near San Pedro de Atacama, roughly 1000 km S of Lake Titicaca) were used in this analysis. All but three localities consisted of tissue vouchers previously used in BENAVIDES *et al*. (2002) (Table 1). New localities included in this paper are Río Ramis for *T. albiventris parkeri*, and Charazani and Comanche for

T. marmoratus (Fig. 1). Voucher specimens are catalogued in the Museo de Zoología de la Universidad de Concepción (MZUC), and M.L. Bean Life Science Museum, Brigham Young University (BYU). All localities and voucher numbers are described in Table 1.

Laboratory procedures

Total genomic DNA was extracted from muscle tissue preserved in 100% ethanol using a slightly modified version of the extraction procedure of FETZNER (1999) or the Quiagen DNeasy tissue kit (Quiagen Inc., Valencia, CA). I used PCR to amplify an 817 bp fragment of the mitochondrial cytochrome *b* (Cyt *b*) gene. Each 50 µl reaction volume contained 2.0 µl of template DNA (approximate concentration estimated on a 2% agarose gel), 8 µl of dNTPs (1.25 mM), 4 µl of 10x Taq buffer, 4 µl of each primer (10 µM), 4µl of MgCl2 (25 mM), 31.8 µl of distilled water and 0.20 µl of Taq DNA polymerase (5U/µ) from Promega Corp., Madison WI. Primers sequences were the light strand primer MVZ15 (5'-GAA CTA ATG GCC CAC ACW WTA CGN AA-3) (MORITZ *et al.*, 1992) and the heavy strand primer Cyt *b* 3 (5'-GGC AAA TAG GAA RTA TCA TTC-3' PALUMBI, 1996).

The thermal cycler profile was one cycle at 95°C for 2 min, 40 cycles at 95°C for 1 min, 50°C for 1 min, 72°C for 1 min 30 s, and one cycle at 72°C for 7 min. PCR products were cleaned using the Millipore Montage PCR_{96} cleaning plates (Millipore Corp., Bedford, MA) and both forward and reverse strands were sequenced on an ABI 377 Automated DNA sequencer (PE Applied Biosystems, Foster City, CA). Sequences were generated using cleaned PCR product, BigDye terminator cycle sequencing mix (PE Applied Biosystems, Foster City, CA), and 5 pmol of one of the original PCR primers. The thermal cycler profile was one cycle at 96°C for 2 min, 25 cycles at 96°C for 30 s, 50°C for 30 s, and 60°C for 4 min. Sequencing products were cleaned using Centrisep Sephadex columns (Princeton Separations, Adelphia, NJ). Forward and reverse sequences for each individual were edited and aligned using Sequencher 4.0 (Gene Codes Corporation, Ann Arbor, MI). Sequence accuracy (base calling) was further assessed by aligning all sequences and crosschecking the chromatograms for all sites that differed from the consensus sequence. There were no indels in the sequence, and translation to amino acids verified the absence of stop codons.

Phylogenetic analyses

Sequence variation of 817 bp in the Cyt *b* gene region was used to infer phylogeny by Bayesian (MrBayes v3.0B4; HUELSENBECK & RONQUIST, 2001) and maximum likelihood (ML) (PAUP*; SWOFFORD, 2000) approaches. For the ML analyses, the ModelTest program ver. 3.0 (POSADA & CRANDALL, 1998) was used to determine the best substitution model. For this data set, the F81 + G (FELSENSTEIN, 1981) model was selected by the hierarchical likelihood ratio test (hLRT), while the TrN + G (TAMURA & NEI, 1993) model was chosen by the Akaike information criterion (AIC). The simplest model of nucleotide substitution (F81 + G) was implemented for ML heuristic searches consisting of 10 random additions with the TBR branch-swapping algorithm. Nodal support was assessed by nonparametric bootstrap analysis, based on a total of 100 pseudoreplicates to obtain the bootstrap proportions. Bootstrap values ≥ 70% were considered as evidence for significantly supported clades (HILLIS & BULL, 1993; with caveats). Bayesian analyses were conducted with random starting trees, run for 1.0 x 10^6 generations, and sampled every 100 generations; this search was based on a

TABLE 1. Localities, sample sizes, putative taxonomic names, and selected ecological data for populations of *Telmatobius* sampled in this study. All localities with the exception of Estero Vilama are plotted in Fig. 1. BYU: M.L. Bean Life Science Museum, Brigham Young University, Utah, USA; MNCN: Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, Spain; MZUC: Museo de Zoología de la Universidad de Concepción.

TABLA 1. Localidades, tamaños de muestra, supuestos nombres y datos ecológicos seleccionados para poblaciones de *Telmatobius* utilizadas en este estudio. Todas las localidades excepto Estero Vilama se muestran en la Fig. 1. BYU: M.L. Bean Life Science Museum, Brigham Young University, Utah, USA; MNCN: Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, Spain; MZUC: Museo de Zoología de la Universidad de Concepción.

Locality	Habitat and water depth	Putative Taxon names	Voucher Numbers
Tiquina 16º 13’ 0” S 68º 48’ 60” W	Lacustrine, > 10 m	*Telmatobius culeus*	BYU 46550, MZUC 25576–77, MZUC 25583, MZUC 25588, MZUC 25591, MZUC 25596, MZUC 25605–07, MZUC 25609–11
Isla Taquiri 16º 11’ 60” S 68º 37’ 60” W	Lacustrine, < 10 m	*Telmatobius albiventris albiventris*	BYU 46763, MZUC 25739–44, MZUC 25592–94, MZUC 25599, MZUC 25608
Playa Copani 16º 19’ 0” S 69º 1’ 60” W	Lacustrine, < 2 m	*Telmatobius albiventris* “copani”	BYU 46536, BYU 46539, BYU 45541, BYU 46544, MZUC 25435–36, MZUC 25441, MZUC 25449, MZUC 25454, MZUC 25456, MZUC 25459
Bahía de Puno 15º 49’ 60” S 70º 1’ 60” W	Lacustrine, < 10 m	*Telmatobius albiventris punensis*	BYU 46624, BYU 46630, MZUC 25421, MZUC 25423–24, MZUC 25426–27, MZUC 25429, MZUC 25482, MZUC 25484–86, MZUC 25488, MZUC 25491, MZUC 25526, MZUC 25528, MZUC 25530, MZUC 25431–32, MZUC 25533, MZUC 25537
Laguna Arapa 15º 7’ 60” S 70º 7’ 0” W	Lacustrine, < 10 m	*Telmatobius albiventris parkeri*	BYU 46610-12, BYU 46616, BYU 46635, MZUC 25460–61, MZUC 25463–64, MZUC 25466, MZUC 25489
Río Ramis 15º 16’ 60” S 70º 1’ 0” W	Stream, < 0.5 m	*Telmatobius albiventris parkeri*	MZUC 25538, MZUC 25498, MZUC 25541, MZUC 25545, MZUC 25547, MZUC 25516, MZUC 25518, MZUC 25550
Laguna Saracocha 15º 44’ 52” S 70º 46’ 19” W	Pond, streams, < 0.5 m	*Telmatobius crawfordi*	BYU 25551, BYU 46554, BYU 46556–57, BYU 46559, BYU 46561–64, BYU 46566, BYU 46568–69, BYU 46571, BYU 46573–74, BYU 46578-80, BYU 46582, MZUC 25542
Laguna Huayna Potosí 16º 7’ 0” S 68º 1’ 60” W	Stream, < 0.5 m	*Telmatobius marmoratus*	MZUC 25552–57
Charazani 15º 11’ 60” S 69º 2’ 60” W	Stream, < 0.5 m	*Telmatobius marmoratus*	MNCN 3459, MNCN 3685, MNCN 3847
Comanche 16º 56’ 60” S 68º 25’ 0” W	Stream, < 0.5 m	*Telmatobius marmoratus*	MNCN 3290
Estero Vilama 22º 51’ 43” S 68º 23’ 25” W	Stream, < 0.5 m	*Telmatobius vilamensis* (OG)	MZUC 25094–99

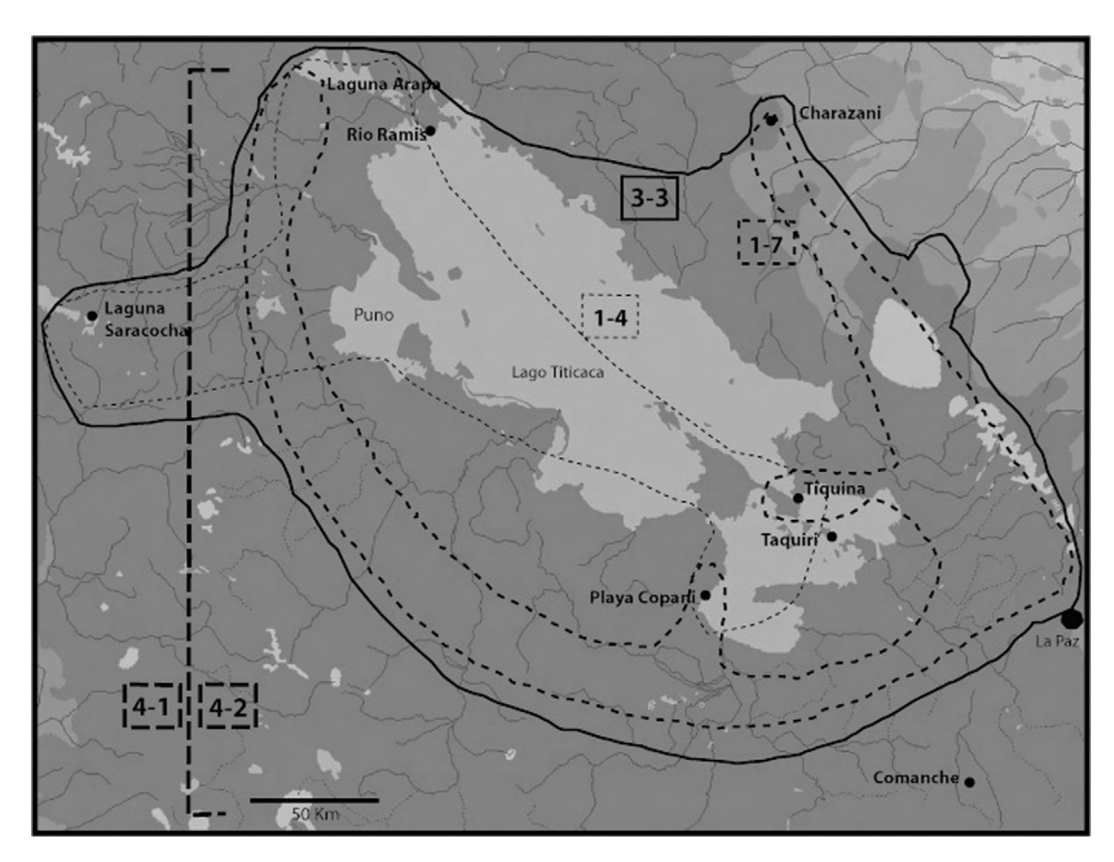


FIGURE 1. Map of the distribution of the *Telmatobius* populations considered in this study (see Table 1). Different line styles illustrate a spatial representation of the clades that show a significant relationship with geography (Table 3).

FIGURA 1. Mapa de distribución de las poblaciones de *Telmatobius* consideradas en el estudio (véase Tabla 1). Los diferentes estilos de línea muestran una representación espacial de los clados que tienen una relación significativa con la geografía (Tabla 3).

general time reversible model with variable sites with a discrete gamma distribution (GTR + Γ + G) given the discordance between models selected by ModelTest. Stationarity of the Markov chain was determined as the point when sampled log likelihood values plotted against generation time reached a stable equilibrium value; "burn-in" data sampled from generations previous to the equilibrium plateau were discarded. The equilibrium samples were used to generate a 50% majority rule consensus tree as a best estimate of the phylogeny that included branch lengths. The percentage of samples that recover any particular clade represents the posterior probability (p values) for that clade, and a value of $p \geq 95\%$ was considered as evidence for a significant support for a clade (HUELSENBECK & RONQUIST, 2001).

Phylogeographic analyses: haplotype network estimation and geographical associations

In order to estimate gene genealogies the original 817 bp matrix was trimmed down to 470 bp, thus eliminating missing data while

preserving the largest number of individuals and the most haplotype variation. I used TCS (CLEMENT *et al*., 2000) to implement the statistical parsimony procedure developed by TEMPLETON *et al*. (1992). The TCS program produced a network linking different haplotypes only if they have a 95% probability of being justified by an algorithm that enforces a parsimony criterion. Interconnections among plausibly non-nested networks were estimated from a pairwise matrix of absolute number of differences generated in PAUP* (SWOFFORD, 2000). Once the haplotype network was available, I used the rules given in TEMPLETON *et al*. (1987) and TEMPLETON & SINGH (1993) to define a clade hierarchy, or nested design, that was subsequently used to test the null hypothesis of haplotype random geographic distribution for all clades within each nesting level by using Geodis ver. 2.0 (POSADA *et al*., 2000). For those clades in which the null hypothesis is rejected, population processes underlying the non-random haplotype/geography association were inferred by using the inference key of TEMPLETON *et al*. (1995; an updated version is available at http://bioag.byu.edu/zoology/crandall_lab/geodis.htm). To cross-validate the nested clade analyses (NCA) inferences (ALTHOFF & PELLMYR, 2002; PFENNINGER & POSADA, 2002; TEMPLETON, 2002; MASTA *et al*., 2003), I estimated two measures of nucleotide variability: gene and nucleotide diversity indices (TAJIMA, 1983; NEI, 1987) for the original populations and the nested categories provided by the NCA. I also calculated Tajima's D (TAJIMA, 1989) and Fu's Fs (FU, 1997) tests to independently assess phylogeographic history for those clades for which evolutionary inferences were drawn after NCA. A third independent assessment of historical changes of population sizes was performed for these same clades by implementing a mismatch distribution analysis (MDA) (ROGERS & HARPENDING, 1992; HARPENDING & ROGERS, 2000). Genetic diversity estimates, neutrality tests, and mismatch distribution analyses were implemented in the Arlequin ver. 2.0 package (SCHNEIDER *et al*., 2000).

Finally, current levels of gene flow and contemporary population structure for lacustrine populations of Lake Titicaca (clade 1-4 in Figs. 1, 3) were studied by means of an analysis of molecular variance (AMOVA) (EXCOFFIER *et al*., 1992). Standard variance components were generated at three levels of subdivision established a priori; among major geographical regions (northern embayment [Laguna Arapa, Puno, Río Ramis, and Laguna Saracocha]) versus southern embayment [Playa Copani, Tiquina, and Taquiri]); among populations (i.e. localities) within regions (northern or southern embayment), and among individuals within populations within regions. The significance of the variant components was obtained through 1023 nonparametric permutations in Arlequin (SCHNEIDER *et al*., 2000).

RESULTS

Haplotype variation

Nineteen haplotypes were found in the total of 113 frogs screened for the short fragment (470 bp) (Table 2); estimates of nucleotide diversity ranged from 0.00 (Bahía de Puno, Isla Taquiri, Río Vilama) to 0.015 (Río Ramis), and the mean number of pairwise distances ranged from 0.00 (Río Vilama) to 8.22 (Playa Copani). Two haplotypes were found in more than three localities (VI [7 localities] and XII [5 localities]), five haplotypes were found in two localities (I, II, IV, VIII, X), and 12 haplotypes were restricted to a single locality (singletons) (Table 2). Haplotype VI is the

TABLE 2. Distribution of cytochrome *b* haplotypes (I–XIX) across 11 populations of *Telmatobius* based on the 470 bp used in the nested clade analysis, and genetic parameter estimates of the original populations. N: nucleotide diversity (± standard deviation), Mean: mean number of pairwise differences (π), n: sample size.

TABLA 2. Distribución de haplotipos del citocromo *b* (I-XIX) en 11 poblaciones de *Telmatobius* basada en los 470 pares de bases usados en el análisis de clados encajados, y estimas de parámetros genéticos de las poblaciones originales. N: diversidad de nucleótidos (± desviación típica), Mean: número medio de diferencias por pares (π), n: tamaño muestral.

	Freq.	Laguna Saracocha (n = 20)	Playa Copani (n = 11)	Río Ramis (n = 8)	Laguna Arapa (n = 11)	Bahía de Puno (n = 22)	Isla Taquiri (n = 12)	Tiquina (n = 13)	Laguna Huayna Potosi (n = 6)	Charazani (n = 3)	Comanche (n = 1)	Río Vilama (n = 6)
I	3	2	1									
II	6	5		1								
III	1			1								
IV	3		1					2				
V	1				1							
VI	53	1	3	1	7	22	10	9				
VII	1							1				
VIII	3		1				2					
IX	2				2							
X	13	12	1									
XI	1		1									
XII	13		1	4	1			1	6			
XIII	1			1								
XIV	2									2		
XV	1									1		
XVI	1		1									
XVII	1		1									
XVIII	1										1	
XIX	6											6
N		0.011 ± 0.006	0.014 ± 0.008	0.015 ± 0.009	0.004 ± 0.002	0.000 ± 0.000	0.000 ± 0.000	0.003 ± 0.002	–	0.001 ± 0.001	–	0.000 ± 0.000
Mean		8.100	8.218	8.107	2.654	0.090	0.303	2.256	–	1.333	–	0.000

most geographically widespread and its frequency is particularly high in lacustrine localities (Laguna Arapa, Bahía de Puno, Isla Taquiri, and Tiquina). Haplotypes X and XII were the second most frequent haplotypes (n = 13), but haplotype X was almost entirely restricted to Laguna Saracocha, whereas haplotype XII was more frequent in populations from Laguna Huayna Potosi (n = 6), and Río Ramis (n = 4) (Table 2).

Phylogenetic analyses

An exploratory phylogenetic analysis was first conducted using the Bayesian approach and the original data set (817 bp and 113 terminals) that recovered three large polytomies (not shown). Because unresolved clades considerably increase computation time for a ML approach, I pruned and reduced the number of terminals of the original data set by calculating the absolute number of pairwise differences and deleting haplotypes differing by less than 2 bp. This procedure reduced the matrix to 59 exemplar haplotypes and two outgroup terminals. Both ML and Bayesian analyses were applied to this data set. In the Bayesian analysis the Markov chain appeared to reach stationarity by 8.0 x 10^4 generation; these “burn-in” generations were discarded, and the remaining 9.2 x 10^6 generations were used for the estimation of a mean likelihood score (ln = –1904.6183933) and posterior nodal probabilities. For the ML analysis, I obtained an island of 10 most probable trees (ln = –1739.8595) with almost identical topologies. Likewise, ML and Bayesian inferences showed the same general topology with no major differences (ML tree) (Fig. 2). The most obvious feature of this tree is the absence of phylogenetic structure at shallow levels of divergence and the absence of reciprocal monophyly for the two species delimited by BENAVIDES *et al*. (2002) (i.e. *T. culeus sensu lato* which includes populations from Puno, Copani, Tiquina, Arapa, Taquiri, and Laguna Saracocha, and *T. marmoratus* which includes populations from Laguna Huayna Potosi, Comanche and Charazani). Moreover, not even single population samples show reciprocal monophyly, as evident with haplotypes from Laguna Saracocha for which there is good support for three well differentiated clades (2-5, 2-6, and 3-1 in Fig. 2). Likewise, it appears that two main haplotype groups coexist in Playa Copani (clades 2-5 and 3-4 in Fig. 2), since haplotypes of this locality are alternatively placed in and out the primarily “lacustrine” clade 2-5. Overall, the deepest split occurs between a group of haplotypes belonging to Laguna Saracocha and Río Ramis populations (clade 3-1 in Fig. 2), and haplotypes from all other localities, notably including a second haplotype group from Laguna Saracocha and Río Ramis. The second deepest split provides only partial evidence to discriminate between lacustrine (clade 2-5) and riverine haplotypes (clades 2-5, 2-7, and 3-4). Interdigitation of lacustrine haplotypes into riverine haplotypes and vice versa, renders both major clades geographically inconsistent.

Phylogeographic analysis

Application of statistical parsimony to the complete matrix of haplotypes (470 nucleotides) showed that those connected by ≤ 9 substitutions have at least a 95% probability of being parsimoniously connected (i.e. $p < 0.05$ for multiple substitutions at any variable nucleotide positions). The nested clade design was largely congruent with the phylogenetic inference, and revealed that clade 3-1 (haplotypes I, II and III), and haplotype group XIX (corresponding entirely to the outgroup *T. vilamensis*) were separated from all other

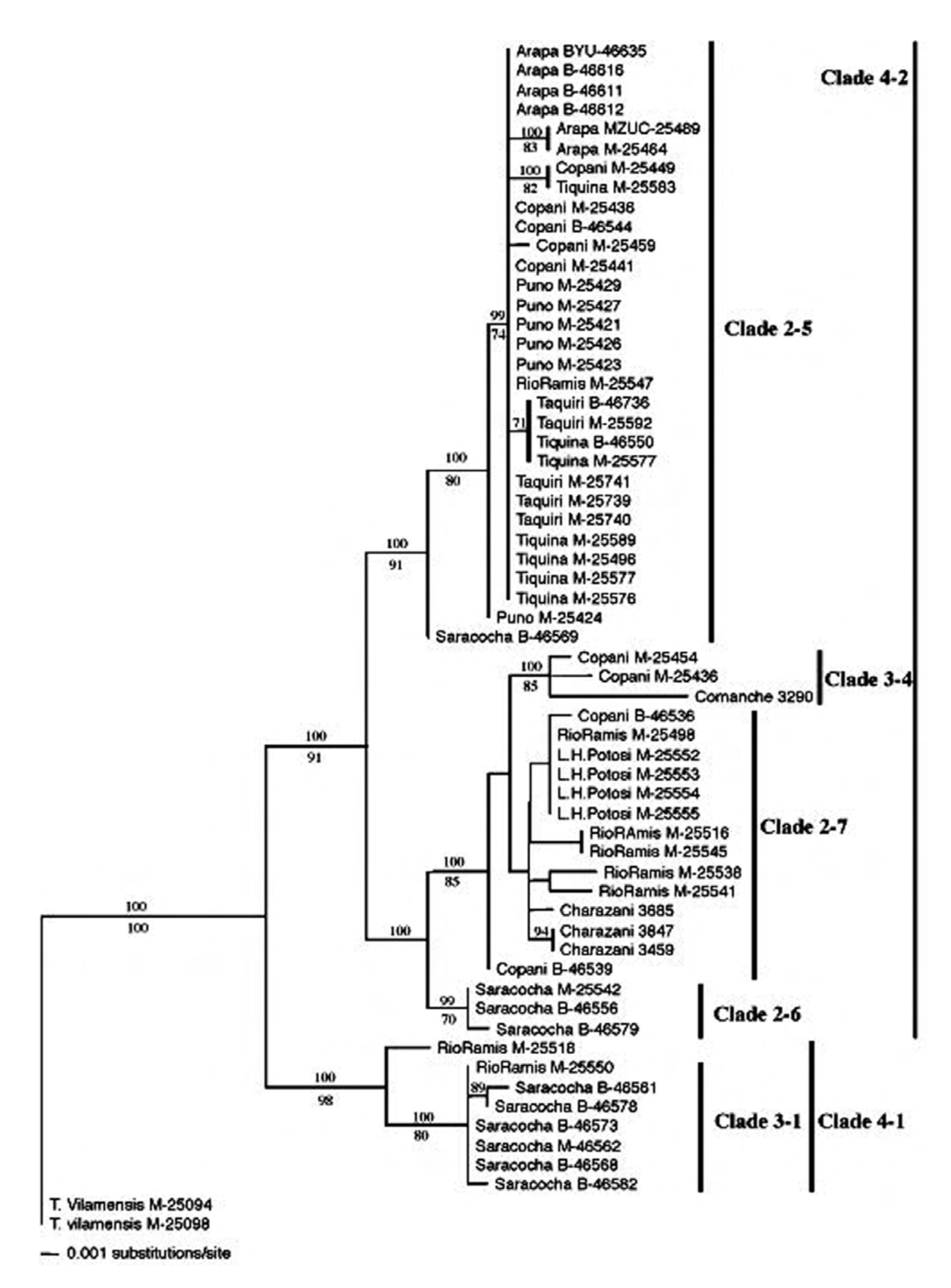


FIGURE 2. One of ten most probable ML trees (ln = –1739.8595) recovered with a F81 + G model of sequence evolution. This tree was identical to a 50% majority rule consensus tree from the Bayesian analysis (GTR + Γ + G). Nodal support is given as likelihood bootstrap values (below) and posterior probability values (above) branches.

FIGURA 2. Se representa uno de los diez árboles ML más probables (ln = –1739.8595) obtenidos siguiendo el modelo de evolución F81 + G. La topología de este árbol resultó ser idéntica a la obtenida en el árbol consenso (50% majority rule) en el análisis Bayesiano (GTR + Γ + G). Los valores de bootstrap (abajo) y los valores de probabilidad posterior (arriba) aparecen indicados en los nodos de las ramas.

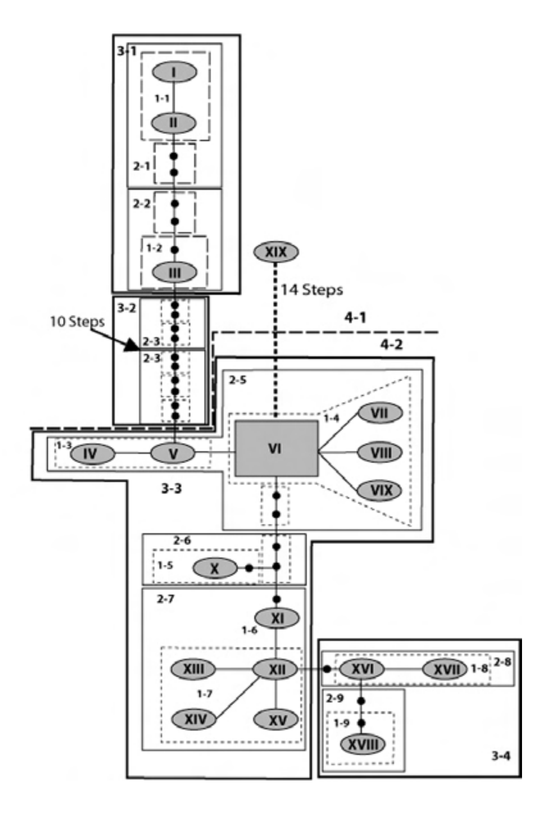


FIGURE 3. Hierarchically nested haplotype network of Titicaca Basin *Telmatobius* constructed by estimating 95% plausibility sets (≤ 9 substitutions) with statistical parsimony, and interconnecting sets from an pairwise absolute difference matrix. Sampled haplotypes are indicated by Roman numerals (Table 2) and inferred haplotypes by solid dots. The square denotes the most frequent haplotype (haplotype VI).

FIGURA 3. Red de los haplotipos encajados jerárquicamente de *Telmatobius* en la cuenca del lago Titicaca, construida mediante el cálculo de grupos con 95% de probabilidad (≤ 9 sustituciones) con parsimonia estadística, y relacionando los grupos obtenidos a partir de una matriz de diferencias absolutas por pares. Los haplotipos representados están indicados con números romanos (Tabla 2), y los inferidos con puntos sólidos. El cuadrado denota el haplotipo más frecuente (haplotipo VI).

clades by 10 and 14 mutational steps respectively (Fig. 3). All other clades are part of a single network. The nested design showed haplotype VI being nested in a central, interior position due to its presence in all localities within Lake Titicaca, as well as in some outer lake (riverine) localities (Río Ramis, Laguna Saracocha, and Laguna Arapa) (Table 2). The nested network also confirmed that the Laguna Saracocha and Playa Copani localities seem to have a mixed origin. Both populations are characterized by one haplotype group nested in clade 2-5, whereas a second haplotype group is nested either in clade 3-1 (10 mutational steps separated from the main network in the case of Laguna Saracocha), or within riverine clades 3-4 and 2-7 in the case of Playa Copani. No clade incongruences (loops) were detected. GeoDis revealed significant deviations from the null hypothesis of no geographic structure in five nested clades; two one step clades (1-4 and 1-7) and three higher-level clades (3-3, 4-2, and total cladogram) (Table 3 and Fig. 1). Restricted gene flow with isolation-by-distance was inferred for clade 1-7 (that includes mostly riverine individuals with the exception of two samples from Copani and Río Ramis), and clade 1-4 (that includes 51 individuals from lacustrine localities [Puno, Taquiri, Tiquina, Copani, and Laguna Arapa], and only two from riverine localities [Río Ramis and Laguna Saracocha]) (Table 2 and Fig. 1). Conversely, range expansion was inferred for clade 3-3, and continuous range expansion was inferred for clade 4-2. No clear inference could be drawn from the total cladogram because geographical sampling did not include a sufficient number of locations between Laguna Saracocha and Lake Titicaca to distinguish between historical fragmentation and restricted gene flow with isolation-by-distance.

Molecular diversity, neutrality tests and contemporaneous population structure

Table 4 summarizes two estimates of nucleotide diversity in four nested clades for which the NCA allowed inferences of one or

TABLE 3. Nested contingency analysis of geographical associations (* significant at the 0.05 level, 10 000 permutations) for cytochrome *b* data from *Telmatobius* populations, and evolutionary inferences. CRE: continuous range expansion, IBD: isolation-by-distance, LDC: long distance colonization, RE: range expansion.

TABLA 3. Análisis de contingencia encajado de asociaciones geográficas (* significativo a nivel 0.05, 10 000 permutaciones) para datos del citocromo *b* de poblaciones de *Telmatobius,* e inferencias evolutivas. CRE: expansión continua del rango de distribución, IBD: aislamiento por distancia, LDC: colonización a larga distancia, RE: expansión del rango de distribución.

Clade	X^2	p	Inference Chain	Inferred Pattern
1-4	25.05	0.2270	1-2-3-4-NO	Restricted gene flow with IBD
1-7	19.35	0.3480	1-2-3-4-NO	Restricted gene flow with IBD
3-3	145.09	0.000*	1-2:NO-11:RE-12-13-14:NO	Range expansion but sampling inadequate to discriminate between CRE or LDC
4-2	43.61	0.002*	1-2-11:YES-RE-12:NO 10:NO	CRE
Total cladogram	24.86	0.004*	1-2-3-4-9-	Sampling inadequate to discriminate between historical fragmentation and IBD

more processes. Gene and nucleotide diversity estimates are moderate and show increasingly higher values with more inclusive clades. In all cases haplotype diversity values are higher relative to nucleotide diversity (H [0.573-4.665], % [0.001-0.009]). Tajima's D was marginally significant for clade 1-4, and non-significant for clades 1-7, 3-3, and 4-2. Conversely, all clades showed highly significant Fs negative values. The results of the mismatch analysis on clades 1-4 (lacustrine haplotypes), and 1-7 (riverine haplotypes) provides additional information. While there is good fit of the mismatch distribution of pairwise distances to a model of sudden population expansion in the case of the lacustrine clade 1-4 (Fig. 4A), a flatter mismatch distribution for clade 1-7 is more consistent with a historically stable population size (Fig. 4B). Mismatch distribution of clades 3-3, and 4-2 showed bimodal distributions (not shown), that are consistent with lineages with demographically stable populations. The AMOVA assessment of contemporaneous population structure of lacustrine haplotypes/localities included in clade 1-4 shows that the great majority of mitochondrial genetic variation occurs within single populations, rather than between populations of the same lake region (populations within the southern or northern embayment), or between the two major Lake Titicaca regions (southern and northern embayment) (Table 5).

DISCUSSION

General phylogenetic patterns

The most surprising result of the phylogenetic inference is the failure in recovering a single clade for populations putatively assigned to *T. marmoratus* or *T. culeus sensu lato*. Instead, the strongly supported basal branching shows the deepest split between clade 3-1 (Río Ramis and Laguna Saracocha haplogroup), and two additional clade groups previously described as typically lacustrine (clade 2-5) and primarily riverine clades (2-6, 2-7, and 3-4). Also notable is the contrast between riverine populations' deeper branches and the "star-like" phylogeny of the lacustrine populations.

TABLE 4. Two estimates of nucleotide diversity (mean ± SE) and neutrality tests (Tajima's D and Fu's Fs) for clades with significant haplotype-geographic associations identified with NCA (Table 3). n: sample size, NS: non significant, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.001$.

TABLA 4. Dos estimaciones de diversidad de nucleótidos (media ± SE) y pruebas de neutralidad (D de Tajima y Fs de Fu) para clados con asociaciones significativas entre haplotipo y geografía, identificadas con NCA (Tabla 3). n: tamaño muestral, NS: no significativo, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.001$.

	n	Gene Diversity	Nucleotide diversity (% p)	Tajima's D	Fu's Fs
Clade 1-7	17	0.573 ± 0.487	0.0014 ± 0.0010	–1.576 (NS)	–13.02**
Clade 1-4	59	0.362 ± 0.355	0.0005 ± 0.0000	–1.771*	–34.02 x 1038**
Clade 3-3	94	3.986 ± 2.011	0.0073 ± 0.0410	0.384(NS)	–11.78**
Clade 4-2	103	4.665 ± 2.305	0.0099 ± 0.0054	–0.658(NS)	–11.40**

The rather old divergence of clade 3-1, and the absence of reciprocal monophyly between *T. marmoratus* and *T. culeus* populations, differs from the topology obtained through a step matrix frequency-parsimony approach of 25 allozyme loci by BENAVIDES *et al*. (2002) (see Fig. 5). In this tree, *T. culeus sensu lato* populations were monophyletic whereas *T. marmoratus* and *T. vilamensis* sorted as the first and second outgroup, respectively.

Discordances between hypotheses of relationships among taxa based on mitochondrial DNA and nuclear genes may be present by multiple reasons, ranging from natural selection to the population biology of the organism involved (FUNK & OMLAND, 2003; GARCÍA-PARÍS *et al*., 2003). The most frequently cited explanation for such incongruence is based on the time elapsed since the divergence of two or more

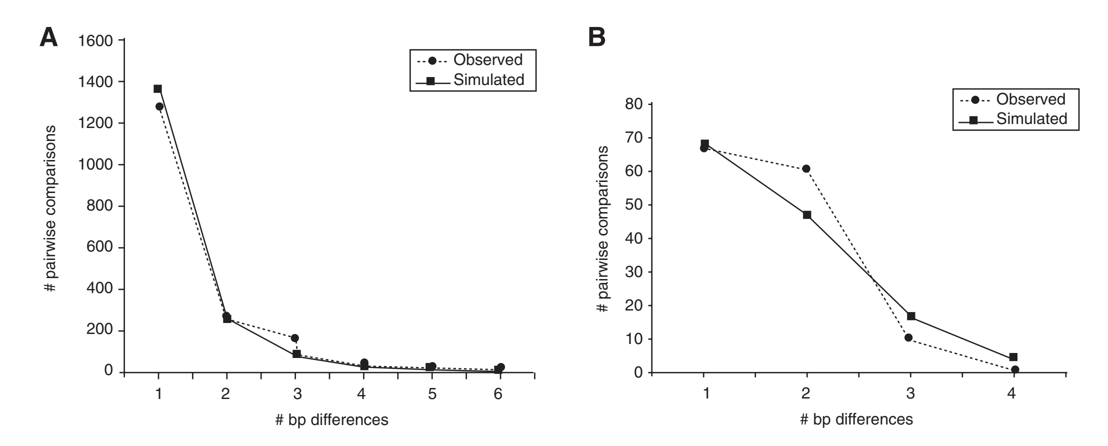


FIGURE 4. Mismatch distributions for pairwise combinations of all individuals nested in clade 1-4 (A) and clade 1-7 (B). The observed unimodal distribution in clade 1-4 conforms to a model of population growth or sudden expansion, whereas the ragged distribution of the mismatch distribution in clade 1-7 conforms to a model of stable population sizes.

FIGURA 4. Distribuciones dispares de las combinaciones por pares de los individuos de los clados 1-4 (A) y 1-7 (B). La distribución unimodal observada en el clado 1-4 se ajusta un modelo de crecimiento poblacional o a una expansión repentina, mientras que la distribución truncada en el clado 1-7 se ajusta a un modelo poblacional de tamaños estables.

TABLE 5. Results of an analysis of molecular variance as implemented in Arlequin. F-statistics are analogous to Wright's *F*-statistics and identify the correlation of alleles at three *a priori* established hierarchical levels: among geographical regions (northern [Laguna Arapa, Puno, Río Ramis, and Laguna Saracocha] *versus* southern [Playa Copani, Tiquina, and Taquiri] groups of localities nested in clade 1-4), among populations (i.e. localities) within regions, and among individuals within populations. ***: $p < 0.0001$.

TABLA 5. Resultados de un análisis de la varianza molecular tal como se implementa con Arlequín. Los estadísticos F son análogos a los Wright *F* e identifican la correlación de alelos a tres niveles jerárquicos establecidos *a priori*: entre regiones geográficas (norte [Laguna Arapa, Puno, Río Ramis y Laguna Saracocha] *versus* sur [Playa Copani, Tiquina y Taquiri]), entre poblaciones (localidades) dentro de regiones y entre individuos dentro de poblaciones. ***: $p < 0.0001$.

Source of variation	Degrees of freedom	Variation	Φ-statistics
Among regions	1	-28.37%	$\Phi_{CT} = -0.28$
Among populations within regions	5	59.63%	$\Phi_{SC} = 0.464$***
Among individuals within populations	74	68.74%	$\Phi_{ST} = 0.312$***

populations. In recent divergences it is difficult to assure the convergence of mitochondrial gene trees to the organismal tree through the achievement of reciprocal monophyly. In such cases, conflict between nuclear and mtDNA gene trees of closely related species is usually explained as a consequence of ancestral polymorphism retention, incomplete lineage sorting, or gene introgression (CRANDALL & TEMPLETON, 1994; MADDISON, 1997; SULLIVAN *et al.*, 2002; FUNK & OMLAND, 2003). In the present case, monophyly of the Lake Titicaca *Telmatobius* based on allozyme polymorphisms is very weakly supported, as is the placement of *T. marmoratus* as a separate species (bootstrap values < 70%; see Fig. 5 in BENAVIDES *et al.*, 2002). Conversely, the phylogenetic signal of the mtDNA haplotype tree appears to be strong and is supported by high bootstrap (> 70%) and posterior probability (> 90%) values. The mtDNA tree reconstructed here does provide with meaningful evidence of recent population history (see SLATKIN & HUDSON, 1991; HARPENDING *et al.*, 1998). On one hand, the fact that some haplotypes in this data set did not sort phylogenetically by locality implies that; (1) the process of lineage sorting is not complete, (2) is prevented by gene flow or (3) indicate the possibility that introgression or secondary contact is currently taking place (e.g. Laguna Saracocha in clades 3-1 and 2-6 in Fig. 2). On the other hand, star-like topologies like clade 2-5 (Fig. 2) can be interpreted as the result of a population bottleneck followed by rapid population growth (GRANT & BOWEN, 1998; HARPENDING *et al.*, 1998; AVISE, 2000).

Phylogeographic patterns and demographic inferences

The maximum parsimony network effectively recovers the majority of terminals from localities within or near Lake Titicaca in two 2 step clades (2-5, 2-6) (Figs. 2, 3); and validates: (1) the mixed genealogical origin of the shore-lake population from Playa Copani (partitioned in clades 2-5 ["lacustrine"] and 2-7 ["riverine"]), and (2) the possibility that Laguna Saracocha is actually a complex of two currently introgressing populations.

In addition, NCA, provides with statistical support for non-random geographical associations for clades 1-4 (nested within clade 2-5) and 1-7 (nested within clade 2-7), and in both cases, the inference key suggests that restricted gene flow with isolation by distance is the most likely explanation for the genetic structure of these clades (Table 3).

Closer examination of the frequency and geographic distribution of the haplotypes included in clades 1-4 and 1-7 shows that haplotype VI in clade 1-4 is the most frequent as well as most widespread haplotype. In a genealogical context, and according to coalescence theory, the most frequent alleles are also the oldest haplotypes (CRANDALL *et al*., 1994; DONNELLY & TAVARE, 1996) thus the rank of the alleles by age is equal to the rank of alleles by frequency (DONNELLY & TAVARE, 1996). In terms of the NCA, the oldest allele will then be placed at interior nodes, whereas rare or newer haplotypes will be expected to occur at the tips of any particular network. Likewise, older haplotypes will also show a greater number of mutational connections with other haplotypes, and they will be the most widespread geographically (WATTERSON, 1985; EXCOFFIER & LANGANEY, 1989; PFENINGER & POSADA, 2002).

Interestingly, in spite of the apparent longer genetic history of lacustrine populations of clade 1-4 (and by extension clade 2-5), none of these populations show any deep split in the phylogenetic reconstruction shown in Fig. 2, nor show higher levels of gene and nucleotide diversity (Table 4) that are distinctive of older lineages. In fact, lacustrine populations and clade 1-4 in particular is almost one order of magnitude less variable than riverine populations embedded in clade 1-7 (Table 4). Several reasons could lead to depauperate levels of genetic variability in the lacustrine populations, including: non-equal mutation rates between lineages, differences in selective pressures among populations, historically small effective population sizes or recent population size reductions (FAUVELOT *et al*., 2003). The assumption that the star-like topology of clade 1-4 suggests a population bottleneck could be confirmed only if local small effective population sizes throughout the lake are not the outcome of strongly reduced levels of gene flow that otherwise balance out the homogenizing effects of genetic drift (TEMPLETON *et al*., 2001). The result of the AMOVA of clade 1-4 explicitly tests this alternative. There is no significant population structure in “lacustrine” populations; moreover, negative statistics show that haplotypes drawn at random from one population have a higher probability of being identical to haplotypes of another population rather than the original population (EXCOFFIER *et al*., 1992). The AMOVA results are therefore consistent with little population structure and this means that lacustrine frogs are virtually all interconnected by gene flow.

Two other lines of evidence seem to support the occurrence of a population bottleneck in lacustrine populations. The first line of evidence is historical. Lake Titicaca has a record of dramatic oscillations in water and salinity levels throughout the last 20 000 years as shown by palinological evidence (WIRRMANN *et al*., 1991). Such changes have promoted several extinction and recolonization events confirmed by differences in historical and contemporaneous macrophyte communities. Massive macrophyte turnovers undoubtedly impacted animal communities. Remarkably, the most extreme lowstand of Lake Titicaca (100 m below the present water level) occurred very recently; in the mid-Holocene between 3800 and 6000 years ago (BETANCOURT *et al*., 2000). Such a fluctuation effectively reduced 42% of the lake surface and 30% of the water volume (emptying the southern embayment and Puno Bay; WIRRMANN *et al*., 1991), as well as drastically increased salinity levels. The lake only returned to a freshwater ecosystem about 3600 years ago (YBERT, 1991). The second line of evidence is the survey of demographic history by means of the analysis of mismatch

distributions and haplotype and nucleotide diversity. Both approaches convey independent corroboration from tests that are based on entirely different assumptions. First, mtDNA unimodal mismatch distribution of clade 1-4 (Fig. 4A) shows the typical genetic signature of a model of population growth or sudden expansion, in which mutation-genetic drift equilibrium has not been reached (NEE *et al*., 1995; EMERSON *et al*., 2001). Second, significantly negative values for Tajima's D, and Fu's Fs are also highly significant for clade 1-4 (Table 4). Third, the high haplotype diversity relative to nucleotide diversity is also indicative of a population bottleneck followed by rapid population growth (GRANT & BOWEN, 1998; AVISE, 2000).

Contrasting population histories emerge when clade 1-7 and 1-4 are compared. Mismatch distribution for clade 1-7, shows a pattern consistent with a historically stable population size (Fig. 4B). Likewise, a significantly higher "riverine" diversity might result from a significantly longer genetic history, further supported by the results of the phylogenetic analyses. The likelihood that riverine, or more generally, basin *Telmatobius* bypassed the effects of desiccation and subsequent increment of the lake salinity by retracting to higher altitude, mountain-fed streams or lakes is actually reasonable. It is noteworthy that *Isoetes,* a common element of the lake aquatic macroflora 10 000 years ago, disappeared after the drawdown and dramatic peak in salinity. This plant is no longer present in the lake, although is commonly found in almost all other lakes in the surrounding mountains (DEJOUX, 1994). Some other plants like the widespread aquatic cane *Schoenoplectus totora,* appeared in Lake Titicaca only around 3000 years ago. Thus the molecular evidence is consistent with the original interpretation that lacustrine *Telmatobius* populations have recently expanded from a severe bottleneck that ended perhaps just 3600 to 3800 years ago.

In summary, lacustrine haplotypes are more widespread and probably older than riverine haplotypes despite the fact that they appear to be recently founded populations. Lacustrine haplotypes represent a small subset of the overall genetic diversity (HEWITT, 2000; WARES & CUNNINGHAM, 2001). In fact, they are one order of magnitude less genetically variable than riverine populations (Tables 2, 4). At the same time, lacustrine haplotypes nest interior in the NCA network indicating that lacustrine populations are part of a much older clade. This last conclusion only makes sense if a reduction in effective population size resulted in reduced allelic diversity and heterozygosity among previously widespread lacustrine haplotypes (STORZ *et al*., 2002). Apparently, the drought-provoked salinity turnovers of Lake Titicaca had extraordinarily different effects on the otherwise genetically and geographically contiguous riverine and lacustrine populations. At the present time, all Lake Titicaca Basin *Telmatobius* populations continue to be in the process of population growth and geographical range expansion as indicated by the demographic inferences made for higher category clades like 3-3 and 4-2 (Table 4). Some of these recent expansions may explain the apparent mixed origin of some populations as the natural consequence of secondary contact between previously isolated populations.

Acknowledgments

The author thanks Drs. D. McClellan, J.W. Sites, Jr., and Dr. J.C. Ortiz for their academic support, J. Aparicio, and E. Pérez from Colección Boliviana de Fauna (CBF), and Dr. L. Lauzanne (Orstom-Bolivia) for logistical support in the field. M. Morando (BYU) for

NCA insights, and to I. Stehmeier, J. Wells, and J. Marshall for lab assistance. Sequences of *T. marmoratus* specimens from Charazani and Comanche were kindly provided by Ignacio De la Riva, from the Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, Spain (MNCN). Financial support was provided by NSF awards DEB 98-15881 (J. Sites) and DEB 03-09111 (J. Sites and E. Benavides), and the Department of Integrative Biology and M.L. Bean Museum at BYU.

REFERENCES

ALTHOFF, D.M. & PELLMYR, O. (2002): Examining genetic structure in a bogus Yucca moth: a sequential approach to phylogeography. *Evolution*, 56: 1632-1643.

AVISE, J.C. (2000): *Phylogeography, the History and Formation of Species*. Harvard University Press, Cambridge, MA.

BENAVIDES, E., ORTIZ, J.C. & SITES, J.W. (2002): Species boundaries among the *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) of the Lake Titicaca Basin: allozyme and morphological evidence. *Herpetologica*, 58: 31-35.

BETANCOURT, J.L., LATORRE, C., RECH, J.A., QUADE, J. & RYLANDER, K.A. (2000): A 22,000-year record of moonsonal precipitation from northern Chile Atacama Desert. *Science*, 289: 1542-1546.

CEI, J.M. (1986): Speciation and adaptive radiation in Andean *Telmatobius* frogs. Pp. 374-383, *in*: Vuillieumier, F. & Monasterio, M. (eds.), *High Altitude Tropical Biology*. Oxford University Press, Oxford, U.K.

CLEMENT, J., POSADA, D. & CRANDALL, K.A. (2000): TCS, a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology*, 9: 1657-1659.

CRANDALL, K.A.C. & TEMPLETON, A.R. (1994): Empirical tests of some predictions from coalescent theory with applications to intraspecific phylogeny reconstruction. *Genetics*, 134: 959-969.

CRANDALL, K.A., TEMPLETON, A.R. & SING, C.F. (1994): Intraspecific phylogenies: problems and solutions. Pp. 273-297, *in*: Scotland, R.W., Siebert, D.J. & Williams, D.M. (eds.), *Models in Phylogeny Reconstruction*. Clarendon Press, Oxford, England.

DE LA RIVA, I. (2002): Rediscovery and taxonomic status of *Telmatobius marmoratus gigas* Vellard, 1969 “1968” (Anura: Leptodactylidae). *Herpetologica*, 58: 220-228.

DEJOUX, C. (1994): Lake Titicaca. Pp. 35-42, *in*: Martens, K., Goddeeris, B. & Coulter, G. (eds.) *Speciation in Ancient Lakes*. Archiv für Hydrobiologie-Advances in Limnology Vol. 44, E. Schweizerbart’sche Verlagsbuchhandlung, Science Publishers, Stuttgart.

DONNELLY, P. & TAVARE, S. (1996): The ages of alleles and a coalescent. *Advances in Applied Probability*, 18: 1-19.

EMERSON B.C., PARADIS, E. & THEBAUD, C. (2001): Revealing the demographic histories of species using DNA sequences. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 707-716.

EXCOFFIER, L. & LANGANEY, A. (1989): Origin and differentiation of human mitochondrial DNA. *American Journal of Human Genetics*, 44: 73-85.

EXCOFFIER, L., SMOUSE, P.E. & QUATTRO, J.M. (1992): Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics*, 131: 479-491.

FAUVELOT, C., BERNARDI, G. & PLANES, S. (2003): Reductions in the mitochondrial

DNA diversity of coral reef fish provide evidence of population bottlenecks resulting from Holocene sea-level change. *Evolution*, 57: 1571-1583.

FELSENSTEIN, J. (1981): Evolutionary trees from DNA sequences: a maximum likelihood approach. *Journal of Molecular Evolution*, 17: 368-376.

FETZNER, J. (1999): Extracting high-quality DNA from shed reptile skins: a simplified method. *BioTechniques*, 26: 1052-1054.

FORMAS, J.R., BENAVIDES, E. & CUEVAS, C.C. (2003): A new species of *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) from Río Vilama, northern Chile, and the redescription of *T. halli* Noble. *Herpetologica*, 59: 253-270.

FU, Y.X. (1997): Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics*, 147: 915-925.

FUNK, D.J. & OMLAND, K.E. (2003): Species-level paraphyly and polyphyly: frequency, causes, and consequences, with insights from animal mitochondrial DNA. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 34: 397-423.

GARCÍA-PARÍS, M., ALCOBENDAS, M., BUCKLEY, D. & WAKE, D.B. (2003): Dispersal of viviparity across contact zones in Iberian populations of fire salamanders *(Salamandra)* inferred from discordance of genetic and morphological traits. *Evolution*, 57: 129-143.

GRANT, S.W. & BOWEN, B.W. (1998): Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *Journal of Heredity*, 89: 415-426.

HARPENDING, H. & ROGERS, A. (2000): Genetic perspectives on human origins and differentiation. *Annual Review of Genomics and Human Genetics*, 1: 361-385.

HARPENDING, H.C., BATZER, B.A., GURVEY, M., JORDE, L.B., ROGERS, A.R. & SHERRY, S.T. (1998): Genetic traces of ancient demography. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 95: 1961-1967.

HEWITT, G.M. (2000): The genetic legacy of the quaternary ice ages. *Nature*, 405: 907-913.

HILLIS, D.M. & BULL, J.J. (1993): An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis. *Systematic Biology*, 42: 182-192.

HUELSENBECK., J.P. & RONQUIST, F. (2001): MrBayes: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics*, 17: 754-755.

MADDISON, W. (1997): Gene trees in species trees. *Systematic Biology*, 46: 523-536.

MASTA, S.E., LAURENT, N.M. & ROUTMAN, E.J. (2003): Population genetic structure of the toad *Bufo woodhousii*: an empirical assessment of the effects of haplotype extinction on nested clade analysis. *Molecular Ecology*, 12: 1541-1554.

MORITZ, C., SCHNEIDER, C.J. & WAKE, D.B. (1992): Evolutionary relationships within the *Ensatina escholtzi* complex confirm the ring species interpretation. *Systematic Biology*, 41: 273-292.

NEE, S., HOLMES, E.C., RAMBAUT, A. & HARVEY, P.H. (1995): Inferring population history from molecular phylogenies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 349: 25-31.

NEI, M. (1987): *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York.

PALUMBI, S.R. (1996): Nucleic acids I: the polymerase chain reaction. Pp. 205-247, *in*: Hillis, D.M., Moritz, C. & Mable, B.K. (eds.), *Molecular Systematics,* 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

PFENNINGER, M. & POSADA, D. (2002):

Phylogeographic history of the land snail *Candidula unifasciata* (Helicellinae, Stylommatophora): fragmentation, corridor migration, and secondary contact. *Evolution*, 56: 1776-1788.

POSADA, D. & CRANDALL, K.A. (1998): Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics*, 14: 817-818.

POSADA, D., CRANDALL, K.A. & TEMPLETON, A.R. (2000): GeoDis, a program for the cladistic nested analysis of the geographical distribution of genetic haplotypes. *Molecular Ecology*, 9: 487-488.

ROGERS, A.R. & HARPENDING, H. (1992): Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology and Evolution*, 9: 552-569.

SCHNEIDER, S.D., ROESSLI, D. & EXCOFFIER, L. (2000): *Arlequin vers. 2.0: A Software for Population Genetic Data Analysis*. Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva, Switzerland.

SLATKIN, M. & HUDSON, R.R. (1991): Pairwise comparisons of mitochondrial DNA secuences in stable and exponentially growing populations. *Genetics*, 129: 555-562.

STORZ, J.F., RAMAKRISNAN, U. & ALBERTS, S.C. (2002): Genetic effective size of a wild primate population: influence of current and historical demography. *Evolution*, 56: 817-829.

SULLIVAN, J.P., LAVAQUE, S. & HOPKINS, C.D. (2002): Discovery and phylogenetic analysis of a riverine species flock of African electric fishes (Mormyridae: Teleostei). *Evolution*, 56: 597-616.

SWOFFORD, D.L. (2000): PAUP*: *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other Methods)*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

TAJIMA, F. (1983): Evolutionary relationships of DNA sequences in finite populations. *Genetics*, 105: 437-460.

TAJIMA, F. (1989): Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*, 123: 585-595.

TAMURA, K. & NEI, M. (1993): Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Molecular Biology and Evolution*, 10: 512-526.

TEMPLETON, A.R. (2002): Out of Africa again and again. *Nature*, 416: 45-51.

TEMPLETON, A.R. & SING, C.F. (1993): A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping. IV. Nested analyses with cladogram uncertainty and recombination. *Genetics*, 134: 659-669.

TEMPLETON, A.R., BOEWRWINKLE, E. & SING, C.F. (1987): A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping. I. Basic theory and an analysis of alcohol dehydrogenase activity in *Drosophila*. *Genetics*, 117: 343-351.

TEMPLETON, A.R., CRANDALL, K.A. & SING, C.F. (1992): A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III. Cladogram estimation. *Genetics*, 132: 619-633.

TEMPLETON, A.R., ROUTMAN, E. & PHILLIPS, C.A. (1995): Separating population structure from population history: a cladistic analysis of the geographical distribution of mitochondrial DNA haplotypes in the tiger salamander, *Ambystoma tigrinum*. *Genetics*, 140: 767-782.

TEMPLETON, A.R., ROBERSTON, R.J., BRISSON,

J. & STRASBURG, J. (2001): Disrupting evolutionary processes: the effect of habitat fragmentation on collared lizards in the Missouri Ozarks. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 10: 5426-5432.

TRUEB, L. (1979): Leptodactylidae frogs of the genus *Telmatobius* in Ecuador with the description of a new species. *Copeia*, 1979: 714-733.

WARES, J.P. & CUNNINGHAM, C.W. (2001): Phylogeography and historical ecology of the north Atlantic intertidal. *Evolution*, 55: 2455-2469.

WATTERSON, G.A. (1985): The genetic divergence of two populations. *Theoretical Population Biology*, 27: 298-317.

WIENS, J.J. (1993): Systematics of the leptodactylidae frog genus *Telmatobius* in the Andes of Northern Peru. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 162: 1-76.

WIRRMANN, D., YBERT, J.P. & MOURGUIART, P. (1991): Una evaluación paleohidrológica de 20 000 años. Pp. 61-67, *in*: Dejoux, C. & Iltis, A. (eds.), *El Lago Titicaca. Síntesis del Conocimiento Limnológico Actual*. ORSTOM-Hisbol, La Paz, Bolivia.

YBERT, J.P. (1991): Los paisajes lacustres antiguos según el análisis palinológico. Pp. 69-79, *in*: Dejoux, C. & Iltis, A. (eds.), *El Lago Titicaca. Síntesis del Conocimiento Limnológico Actual*. ORSTOM-Hisbol, La Paz, Bolivia.

Monogr. Herpetol. (2005) 7:187-217

El análisis cladístico preliminar de los cariotipos de cinco especies de *Telmatobius* y dos de *Batrachophrynus* no apoya su separación genérica

Jesús H. Córdova [1] & Jaime Descailleaux [2]

[1] *Departamento de Herpetología y Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Av. Arenales 1256, Jesús María, Lima, Perú (e-mail: jcordovasantag@unmsm.edu.pe)*

[2] *Laboratorio de Genética Humana, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Av. Venezuela s/n, Ciudad Universitaria, Lima, Perú*

Resumen: Se efectuó un análisis cladístico de los cariotipos de cinco especies del género *Telmatobius* y dos de *Batrachophrynus*. Mediante cariometría, bandas C y ubicación de los genes ribosomales, se pudo reconocer 33 caracteres cromosómicos en 26 taxa. El grupo interno se amplió al incluirse especies de otros géneros en tanto existiese alguna hipótesis que los vinculara a cualesquiera de los dos primeros y fueron nueve especies del género *Alsodes*, seis de *Eupsophus*, una de *Caudiverbera* y una de *Pleurodema*. El grupo externo se formó con dos especies de Norteamérica del muy distante género *Rana*. Se halló un único árbol totalmente resuelto, con un IC de 0.47 y un IR de 0.71, permitiendo afirmar provisionalmente que: a) cada especie muestra un cariotipo específico, b) *Telmatobius* + *Batrachophrynus* forman una entidad monofilética que no contiene clado alguno que sugiera la separación genérica actual, c) los dos géneros exhiben cinco sinapomorfías, d) los ancestros de *Batrachophrynus* se habrían separado de la población ancestral de *Telmatobius* después de la diferenciación de ésta en linajes geográfico-ecológicos, y e) *B. macrostomus* parece haberse separado del tronco ancestral de *Telmatobius* antes que *B. brachydactylus*. A la luz de nuestros resultados se hace necesario introducir modificaciones en la taxonomía de las especies de *Batrachophrynus*, así como revisar la clasificación actual de los Telmatobiinae y de los Leptodactylinae.

Palabras clave: *Batrachophrynus,* cariosistemática, cladística, filogenia, Leptodactylidae, *Telmatobius.*

Abstract: The preliminary cladistic analysis of karyotypes of five *Telmatobius* and two *Batrachophrynus* species does not support generic separation. – A cladistic analysis using the karyotypes of five species of the genus *Telmatobius* and two of the genus *Batrachophrynus* was conducted. Based on karyometry, C bands, and location of the ribosomal genes, 33 chromosomal characters could be recognized in 26 taxa. The ingroup was expanded to include species from other genera (provided that some hypothesis linked them to *Telmatobius* and/or *Batrachophrynus),* namely nine species of the genus *Alsodes*, six of *Eupsophus*, one of *Caudiverbera,* and one of *Pleurodema*. The outgroup was comprised by two North American species of the phylogenetically distant genus *Rana*. Only one completely resolved cladogram was obtained, with CI = 0.47 and RI = 0.71, and we tentatively conclude that: a) each species shows a species-specific karyotype, b) *Telmatobius* and *Batrachophrynus* form a monophyletic group with no support for the current generic separation, c) the two genera exhibit five synapomorphies, d) the ancestor of *Batrachophrynus* would have separated from the ancestral *Telmatobius* stock after the differentiation of this stock into geographic-ecological lineages, and e) *B. macrostomus* seems to have separated from the *Telmatobius* stock before the separation of *B. brachydactylus*. These results suggest the need to introduce modifications in the taxonomy of *Batrachophrynus* species, and to reassess the current classification of Telmatobiinae and Leptodactylinae.

Key words: *Batrachophrynus,* karyosystematics, cladistics, Leptodactylidae, phylogeny, *Telmatobius.*

INTRODUCCIÓN

El género *Telmatobius* Wiegmann, 1834 [1835 según LAVILLA (1985)] comprende formalmente alrededor de medio centenar de especies adaptadas generalmente a altitudes por encima de los 2000 m (LYNCH, 1986; BENAVIDES *et al.,* 2002; LEHR, 2002). Estas especies se encuentran exclusivamente en la región andina de Argentina, Bolivia, Chile, Ecuador y Perú (VELLARD, 1951, 1953; FROST, 1985). Consideradas especies relativamente modernas en términos geológicos, su diversificación sería coincidente con los eventos tecto-orogénicos experimentados por el continente sudamericano y la cordillera de los Andes durante el Plio-Pleistoceno (MAXSON & HEYER, 1982; VILLWOCK, 1983; BENAVIDES *et al.,* 2002). Ello les confiere un especial atractivo para estudios básicos (sistemáticos, biogeográficos y evolutivos), además de los estudios aplicados en los que son utilizados como recurso o indicador para alimentación, medicina, polución, conservación y manejo (CÓRDOVA, 1999a).

Interesa aquí lo referente a su sistemática y clasificación, que se presenta compleja. Hasta hace poco tiempo se admitía la existencia de 30 especies con aproximadamente 31 subespecies (VELLARD, 1951, 1953; MACEDO, 1960; FROST, 1985), pero el descubrimiento de nuevas especies del género habría elevado su número a casi 50 (LYNCH, 1986; BENAVIDES *et al.,* 2002; LEHR, 2002). Por otra parte, según WIENS (1993), tanto el género como las categorías superiores (hasta el nivel de la familia Leptodactylidae) no contarían con apomorfías robustas que los sustenten. Diferentes autores han hecho aportaciones en este sentido utilizando métodos morfológicos, morfométricos, cromosómicos y bioquímicos en poblaciones que han cubierto partes de su rango de distribución (BOGART, 1970; BARRIO & RINALDI, 1971; DÍAZ & VELOSO, 1979; WIENS, 1993; SINSCH & JURASKE, 1995; SINSCH *et al.,* 1995; BENAVIDES *et al.,* 2002), considerando que la afirmación de WIENS (1993) aún se mantiene vigente.

Un hecho singular que aumenta la complejidad del problema es que dentro del rango de distribución geográfica de *Telmatobius* en el Perú central se encuentran dos especies estrechamente emparentadas con éste y que fueron elevadas al rango de género por PETERS (1873): *Batrachophrynus macrostomus* y *B. brachydactylus*. LAURENT (1983) incluyó a esta última en un nuevo género, *Lynchophrys*, convirtiendo a las dos especies en sendos géneros monotípicos. En el otro extremo, VELLARD (1951) dejó establecida la inconveniencia de otorgar la categoría de género a las especies de *Batrachophrynus* de Peters, pues consideró que representaban "apenas un grado más adelantado de adaptación a la vida acuática". SINSCH *et al.* (1995) demostraron la invalidez de la propuesta de Laurent a la vez que aceptaron como válido a *Batrachophrynus*. Desde el punto de vista filogenético, SINSCH & JURASKE (1995) examinaron tres hipótesis extraídas de CEI (1986): a) el ancestro común de las dos especies de *Batrachophrynus* se separó del "stock" telmatobínico independientemente del ancestro común de los *Telmatobius* actuales; b) *B. macrostomus* y *B. brachydactylus* se separaron independientemente del linaje que dio origen a los actuales *Telmatobius*; y c) la separación del ancestro de *Batrachophrynus* ocurrió después de la diferenciación del "stock" de *Telmatobius* en linajes geográficos. Estos autores se pronunciaron en favor de la primera hipótesis.

Actualmente, el estudio comparado de los cromosomas o los cariotipos de un grupo de especies se ha convertido en una herramienta fundamental –y a veces insustituible– en la solución de problemas sobre su identifi-

cación, clasificación, filogenia y distribución geográfica (REIG & USECHE, 1976; REIG *et al.,* 1980; BAVERSTOCK *et al.,* 1983, 1986; CÓRDOVA, 1999b). Entre los argumentos más importantes que se esgrimen para hacer estos estudios están: 1) permiten la caracterización de poblaciones (DOBZHANSKY, 1951; HSU, 1952; YOSIDA, 1981); 2) existe dependencia entre la divergencia génica y la cromosómica (LEWONTIN, 1979; COTHRAN & SMITH, 1983); 3) las variantes cromosómicas son barreras reproductivas reconocidas (PATTON & SHERWOOD, 1982; CÓRDOVA & LAMAS, 1997; RIESEBERG, 2001); y 4) existen evidencias crecientes de que los eventos de especiación están acompañados de cambios cariotípicos (CAPANNA *et al.,* 1977; WHITE, 1978; YOSIDA, 1981; TRICKETT & BUTLIN, 1994).

Dado que muy pocos estudios sistemáticos en *Telmatobius* han utilizado sus cariotipos longitudinalmente diferenciados (bandeados) (DÍAZ & VELOSO, 1979; CÓRDOVA *et al.,* 1987), y ninguno en los de *Batrachophrynus*, el presente trabajo pretende: a) describir por primera vez los cariotipos bandeados de *Telmatobius carrillae* Morales, 1988, *T. jelskii* (Peters, 1873), *T. marmoratus* (Duméril & Bibron, 1841), *T. rimac* Schmidt, 1954, *Batrachophrynus macrostomus* Peters, 1873 y *B. brachydactylus* Peters, 1873, a partir de preparados cromosómicos sometidos a técnicas reconocidas de marcación a fin de visualizar la morfología de cada par homólogo, las regiones de heterocromatina constitutiva (bandas C), y la localización de las regiones organizadoras del nucleolo (RONs), conocidas también como el *locus* de los genes ribosomales o ADNr, b) efectuar un análisis cladístico (filogenético) de los cariotipos de las especies citadas con la adición de *T. arequipensis* (CÓRDOVA *et al.*, 1987), y c) inferir algunos aspectos referentes a la biogeografía histórica de los géneros *Telmatobius* y *Batrachophrynus*.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se procesaron 24 ejemplares pertenecientes a cinco especies de *Telmatobius*: *T. arequipensis* Vellard, 1955 (5 hembras y 4 machos), *T. carrillae* (1 hembra y 1 macho), *T. jelskii* (2 machos), *T. marmoratus* (3 hembras) y *T. rimac* (2 machos), y las dos especies de *Batrachophrynus*, *B. brachydactylus* (3 machos) y *B. macrostomus* (2 hembras y 1 macho), procedentes de siete localidades del Perú (Fig. 1) (Tabla 1). La identificación fue hecha mediante las claves y descripciones de VELLARD (1951, 1953, 1955) y los especímenes estudiados fueron depositados en el Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (Tabla 1).

La preparación citológica fue hecha a partir de suspensiones celulares de médula ósea y gónadas, siguiendo el procedimiento descrito en CÓRDOVA *et al*. (1987) y CÓRDOVA (1993). Se utilizaron tinciones convencional (Giemsa al 2% en tampón fosfato pH 6.8), CBG (SUMNER, 1972) y Ag-RON (KODAMA *et al.,* 1980) para visualizar las características generales, bandas C y regiones organizadoras del nucleolo, respectivamente. Las distintas tinciones se aplicaron en la medida de lo posible de manera secuencial sobre la misma metafase.

Para el análisis cariotípico se tomaron fotos mediante dos fotomicroscopios (Leitz Orthoplan-Orthomat y Leitz-Orthoplan 20) con película Agfa Ortho-25 y se hicieron ampliaciones en papel bromuro de grados 2 y 4. A fin de obtener ampliaciones aún mayores (del orden de 10 o más veces) sin pérdida de resolución y capturar mayor información, se las digitalizó luego a 1200 dpi mediante un escáner ScanGear Toolbox CS 2.2, utilizando los programas procesadores de imágenes de altas prestaciones ArcSoft Photo Studio 2000® y Adobe

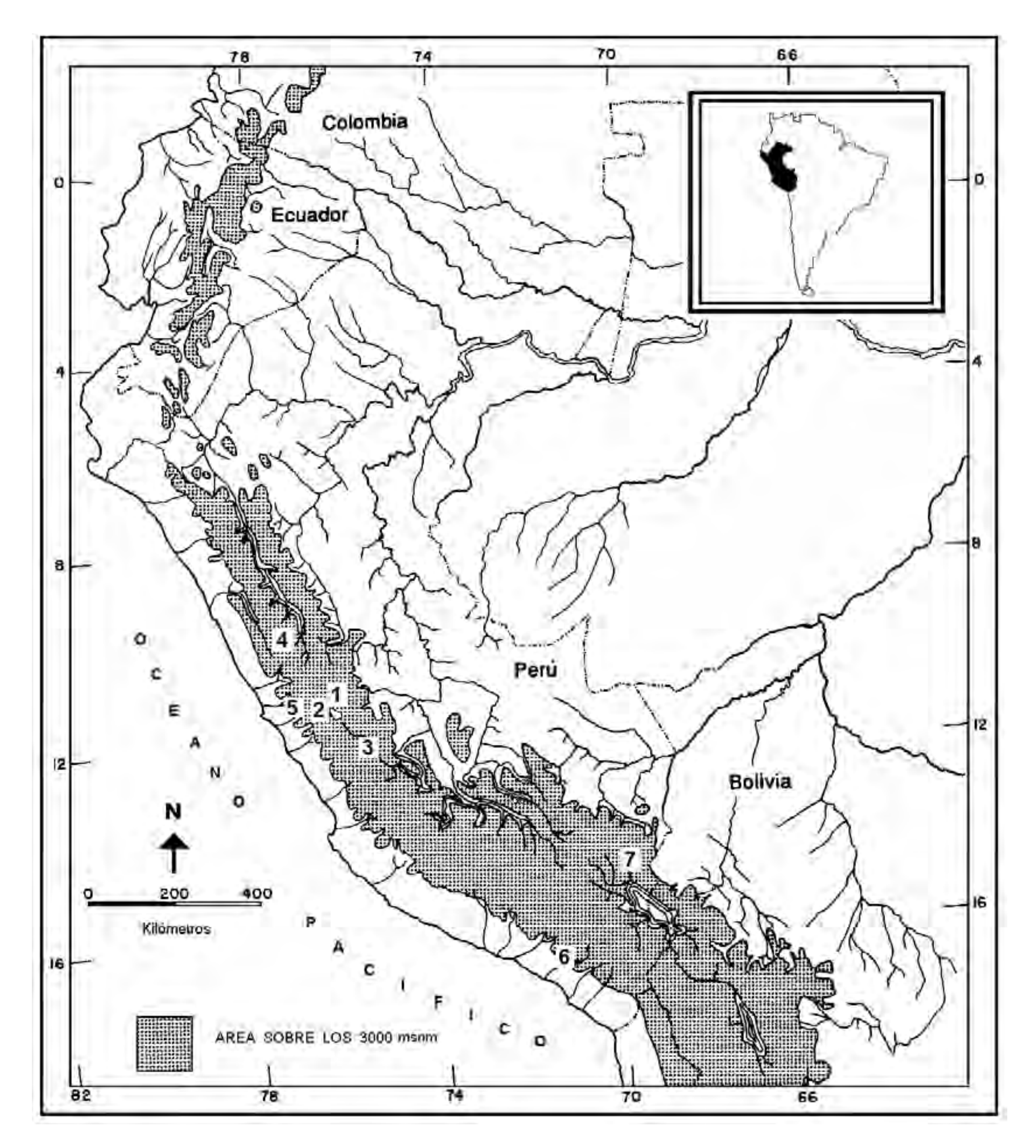


FIGURA 1. Mapa de las localidades muestreadas por especie. 1: *Batrachophrynus macrostomus*, 2: *B. brachydactylus*, 3: *Telmatobius jelskii*, 4: *T. carrillae*, 5: *T. rimac*, 6: *T. arequipensis*, 7: *T. marmoratus* (para detalles véase la Tabla 1).

FIGURE 1. Map of the localities sampled for each species. 1: *Batrachophrynus macrostomus*, 2: *B. brachydactylus*, 3: *Telmatobius jelskii*, 4: *T. carrillae*, 5: *T. rimac*, 6: *T. arequipensis*, 7: *T. marmoratus* (for details see Table 1).

Photoshop 7.0®. En todos los ejemplares se determinó el cariotipo, contándose los cromosomas de al menos siete de las mejores metafases (y diacinesis en machos) por individuo, ordenándose y calificándose los cromosomas según LEVAN *et al.* (1964) y

TABLA 1. Relación de los ejemplares utilizados para estudios cromosómicos y sus localidades de muestreo en Perú (*: ejemplar paratipo, MUSM: Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos de Perú).

TABLE 1. Specimens used for cytogenetic studies, and sampled localities in Peru. (*: paratype specimen, MUSM: Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos of Peru).

Especie	♀♀ (n=11)	♂♂ (n=13)	Total (n=24)	Procedencia	Altitud	Coordenadas	Referencia MUSM
Batrachophrynus macrostomus	2	1	3	Lago de Junín, Depto Junín	4099	11º 00' 08" S 76º 08'15" O	19116-18
Batrachophrynus brachydactylus	–	3	3	Riachuelos de Ondores, Depto.Junín	4100	11° 04' 48" S, 76° 08' 45" O	191213-15
Telmatobius arequipensis	5	4	9	Río Vítor,Yura, Depto. Arequipa	2585	16° 15' 07" S, 71° 41' 52" O	191196-204
Telmatobius carrillae	1	1*	2	Pontó-Yuracyacu, Depto. Ancash	3140	09° 19' 21" S, 77° 00' 12" O	191212 y 1554*
Telmatobius marmoratus	3	–	3	Río Azángaro, Depto. Puno	3583	14° 54' 28" S, 70° 11' 38" O	191205-07
Telmatobius jelskii	–	2	2	Tarma, Depto. de Junín	3053	11° 25' 00" S, 75° 41' 12" O	191210-11
Telmatobius rimac	–	2	2	Río Chillón, Canta, Depto. Lima	2820	11° 27' 54" S, 76° 27' 21" O	191208-09

GREEN & SESSIONS (1991). Para obtener los ideogramas, se procesó cada morfo-taxón independientemente, construyéndose sus respectivas gráficas a partir de datos cariométricos (longitud relativa e índice centromérico de cada par cromosómico) y cualitativos (morfología y localización de las bandas C y Ag-RONs), siguiendo para la comparación cariométrica interespecífica las recomendaciones de GREEN (1986). Al binomio constricciones secundarias únicas-RONs en cuanto a la longitud relativa, se le asignó para todos los casos un valor de 1% del cromosoma portador, aun cuando se reconoce que tales dimensiones pueden variar debido al estado fisiológico del RON y/o al número de copias que puedan existir del mismo. El porcentaje de heterocromatina por genoma haploide se obtuvo dividiendo el sumatorio de las longitudes de cada par cromosómico entre el sumatorio de longitudes cubiertas por heterocromatina de cada par, multiplicado por 100.

A la elaboración de los ideogramas de sus cariotipos siguió un análisis cladístico por parsimonia utilizando el programa Hennig86, versión 1.5 de FARRIS (1988), mediante el programa que permite su desarrollo en entorno Windows, Tree Gardener, versión 2.2 de RAMOS (1997) en las opciones exhaustivas (mhennig y bb). Para el establecimiento de las series de transformación, se hizo la codificación de los cambios cromosómicos comparando los ideogramas entre sí a fin de generar una matriz de datos para los propósitos filogenéticos. El criterio para la elección de los caracteres fue considerar cualquier cambio cromosómico que fuera compartido entre los taxa y que pudiera servir para comparación extragrupal (BOROWICK, 1995). Se utilizaron también algunos programas que producen resultados complementarios a los de Hennig86, que se encuentran en Random Cladistics (SIDDALL, 1995). Así, para eliminar caracteres no informativos y autapomórficos de la matriz de taxa por caracteres se utilizó el programa Tease (SIDDALL & STRONG, 1995), en tanto

que los caracteres desconocidos o ausentes para algunas especies se codificaron como "?" y los que ofrecían dudas sobre su secuencia de cambios de estado se procesaron como no aditivos o desordenados (BOROWICK, 1995). El valor de la "señal filogenética" (G1 del "left-skewed") contenida en nuestros datos fue obtenida utilizando el programa Trees (HUELSENBECK, 1991) con más de 20 000 aleatorizaciones de nuestra matriz siguiendo a ALLARD *et al.* (1999). Para estimar la solidez de las ramas internas del cladograma resultante se hicieron dos análisis vía Random Cladistics, el de "bootstrap" empleando el programa Heyjoe y el de "jacknife" Lanyon de LANYON (1985), ambos sobre la base de 10 000 pseudorréplicas. El establecimiento de las sinapomorfías se hizo combinando las opciones Dos Equis (xx) y Ccode – H de Hennig86, y Calculate Tree con Tree Viewer de Tree Gardener.

Nuestro grupo interno quedó conformado por *Telmatobius arequipensis* (TARE), *T. carrillae* (TCAR), *T. jelskii* (TJEL), *T. marmoratus* (TMAR), *T. rimac* (TRIM), *Batrachophrynus brachydactylus* (BBRA) y *B. macrostomus* (BMAC), pero, siguiendo en lo posible a NIXON & CARPENTER (1993) y a V. Pacheco (comunicación personal), se amplió el grupo interno incluyendo especies de otros géneros en tanto existiera alguna hipótesis de parentesco en la literatura que los vinculara con cualesquiera de las especies integrantes del par *Telmatobius-Batrachophrynus* (clado T-B) y que además poseyeran información publicada sobre sus cariotipos, preferentemente bandeados. Así, se incluyeron nueve especies del género *Alsodes* Bell, 1843, considerado probable grupo hermano de *Telmatobius* (LYNCH, 1978; LAVILLA, 1985; WIENS, 1993). Estas especies fueron: *A. australis* Formas, Úbeda, Cuevas & Núñez, 1997 (AAUS), cuyo cariotipo fue publicado por FORMAS *et al.* (1997), *A. barrioi* Veloso, Díaz, Iturra & Penna 1981 (ABAR), *A. montanus* (Lataste, 1897) (AMON), *A. nodosus* (Duméril y Bibrón, 1841) (ANOD) y *A. tumultuosus* Veloso, Iturra y Galleguillos, 1979 (ATUM), cuyos cariotipos fueron publicados por VELOSO (1977), y *A. pehuenche* Cuevas y Formas, 2001 (APEH), *A. vanzolinii* (Donoso-Barros, 1974) (AVAN), *A. verrucosus* (Philippi,1902) (AVER) y *A.* aff. *vittatus* (Philippi,1902) (AVIT), cuyos cariotipos fueron publicados por CUEVAS & FORMAS (2003). También se incluyeron los cariotipos de seis especies del género *Eupsophus* Fitzinger, 1843, posible grupo hermano de *Telmatobius* según los tres cladogramas presentados por HEYER (1975). Estas especies fueron: *E. migueli* Formas, 1978 (EMIG) y *E. roseus* (Duméril y Bibron, 1841) (EROS), cuyos cariotipos fueron publicados por ITURRA & VELOSO (1989), *E. calcaratus* (Gunther, 1881) (ECAL), con datos cariotípicos sólo de coloración convencional publicados por FORMAS (1980), *E. emiliopuginii* Formas, 1989 (EEMI) y *E. vertebralis* Grandison, 1961 (EVER), con datos cariotípicos sólo de coloración convencional publicados por FORMAS (1991), y *E. contulmoensis* Ortíz, Ibarra-Vidal y Formas, 1989 (ECON), con datos cariotípicos sólo de coloración convencional publicados por FORMAS (1992). Se incorporó también a *Caudiverbera caudiverbera* (Linneaus, 1758) (CCAU), porque LYNCH (1978) y BURTON (1998) consideraron que *Batrachophrynus* se encontraba más emparentado con aquella especie y *Telmatobufo* Schmidt, 1952, que con *Telmatobius*. Se incluyó también en el grupo interno a *Pleurodema thaul* (Lesson, 1826) (PTHA), única especie de su género cuyo

cariotipo bandeado estuvo disponible (VELOSO & ITURRA, 1987), dado que el género *Pleurodema* Tschudi, 1838, aparece en el mismo agrupamiento con *Eupsophus, Telmatobius* y *Batrachophrynus* en dos de los tres cladogramas mostrados por HEYER (1975, sus Figs. 7 y 8) y porque según DUELLMAN & VELOSO (1977) el género comparte numerosas características con *Alsodes* y *Eupsophus*. Los estados de carácter de los cariotipos, tanto de las especies del grupo interno no preparados por nosotros como los del grupo externo distante, se establecieron reconstruyendo los ideogramas a partir del reprocesamiento de la cariometría de sus cariotipos publicados y digitalizados en alta resolución para ampliación mediante el procedimiento descrito anteriormente y siguiendo las recomendaciones de GREEN (1986). El grupo externo distante estuvo formado por los cariotipos de *Rana cascadae*, Slater, 1939 (RCAS) y *R. muscosa* Camp, 1917 (RMUS) publicados por GREEN (1986). Ambas especies son endémicas del oeste de USA y se las consideró porque pertenecen a un género con amplia distribución geográfica (POUGH *et al.*, 2001), de origen casi 10 veces más antiguo que los Telmatobiinae (más de 100 millones de años según WALLACE *et al.,* 1973), y carecen de hipótesis filogenética alguna que las relacione directamente con las especies de nuestro grupo interno. Por otra parte, el grupo *boylii*, Baird, 1854, al que pertenecen ambas especies estaría entre los morfológicamente más generalizados y filogenéticamente basales del género *Rana* (HILLIS & DAVIS, 1986).

RESULTADOS

Descripción de los cariotipos

Coloración convencional

Todos los individuos de la muestra poseen un número diploide 2n = 26 (13 pares) en células de médula ósea, pudiendo ser agrupados en cinco pares metacéntricos (m), submetacéntricos (sm) o subtelocéntricos (st) de mayor tamaño (del 1 al 5), uno mediano m (el 6) y siete pequeños (del 7 al 13) m o sm, y exhibiendo constricciones secundarias (CSs) en el brazo corto del par 6 (Figs. 2, 3). Los datos morfométricos se observan en la Tabla 2 y en los meiocitos de machos se encontraron siempre 13 bivalentes.

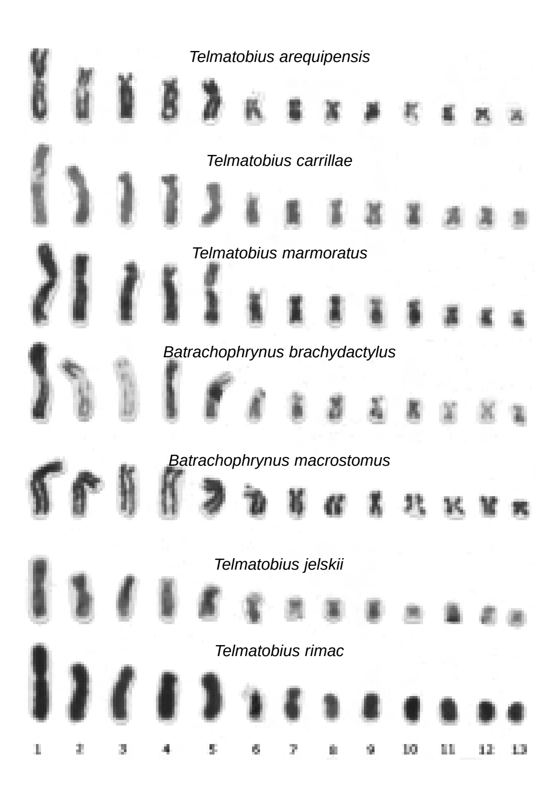


FIGURA 2. Hemicariotipos convencionales de las especies de *Telmatobius* y *Batrachophrynus* estudiadas.

FIGURE 2. Conventional hemikaryotypes of the species of *Telmatobius* and *Batrachophrynus* studied.

Bandas C

Los pares cromosómicos de todas las especies poseen bandas C positivas (C+) en las regiones centroméricas. Adicionalmente,

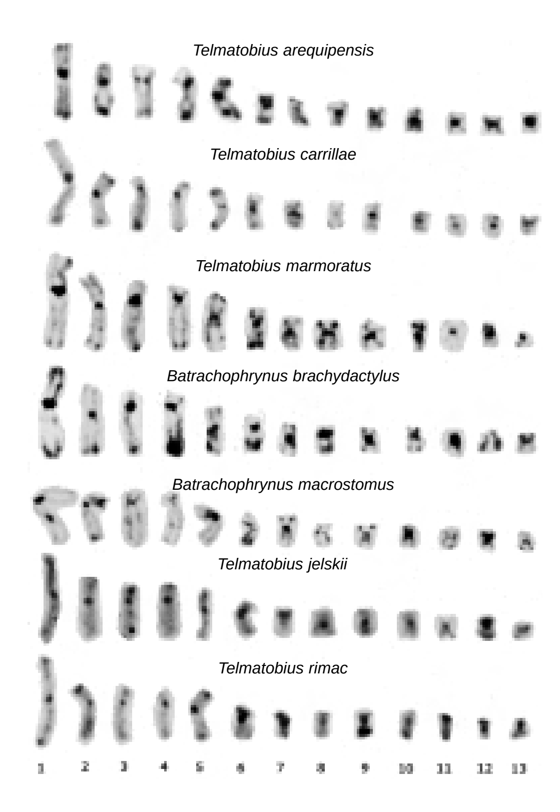


FIGURA 3. Hemicariotipos a bandas C de las mismas especies de *Telmatobius* y *Batrachophrynus* de la Fig. 2.

FIGURE 3. C-band hemikaryotypes of the same especies of *Telmatobius* and *Batrachophrynus* shown in Fig. 2.

cada especie exhibió la siguiente distribución de bandas C+ (Figs. 3, 4):

Telmatobius arequipensis. – Una descripción detallada del cariotipo a bandas fue hecha por CÓRDOVA *et al.* (1987). Aquí mencionamos los datos más importantes para los propósitos del presente trabajo.

En el par 1 se encuentra una banda C+ muy notable en el brazo corto (p), en la región adyacente al centrómero. Una banda C+ de menor tamaño se encuentra en el brazo corto del par 13, en tanto que otra banda C+ fue hallada en el brazo largo (q) de los pares 8 y 10, en la región adyacente al centrómero. También existen bandas C+ en los telómeros de los brazos largos de los pares 1, 2, 4, 5, 6 y 7, así como en los de los brazos cortos de los pares 1, 2 y 10.

Telmatobius carrillae. – Se halla en el par 1 una banda C+ muy notable en p, en la región adyacente al centrómero. También existen bandas C+ en los telómeros de los brazos p de los pares 1, 2, 4, 5, 7, 10, 11 y 12, en los de los brazos q de los pares 1, 2, 3, 5 y 6, y en la región adyacente a las CSs del par 6.

Telmatobius jelskii. – Existen bandas C+ en los telómeros de los brazos p de los pares 1, 3, 8 y 12, así como en q del par 3. También presenta una banda C+ en la parte medial del p del par 7 y en la región adyacente a las CSs del par 6.

Telmatobius marmoratus. – Se encuentra en el par 1 una banda C+ muy notable en p, en la región adyacente al centrómero. Una banda C+ de menor tamaño se encuentra en el p del par 8, en tanto que bandas C+ fueron halladas en los brazos q de los pares 3, 8 y 9, en la región adyacente al centrómero. También existen bandas C+ en los telómeros de los brazos p de los pares 7, 9, 10 y 12, así como en los de los brazos q de los pares 1, 2, 3, 4 y 6, así como en la región adyacente a las CSs del par 6.

Telmatobius rimac. – Posee bandas C+ en los telómeros de los brazos p de los pares 1, 2, 3, 5, 7, 8, 11, 12 y 13, así como en los de los brazos q de los pares 1, 3, 4, 5, 9 y 10, y en la región adyacente a las CSs del par 6.

Batrachophrynus brachydactylus. – En el par 1 se halla una banda C+ muy notable en p, en la región adyacente al centrómero. Una banda C+ de menor tamaño fue hallada en q del par 12, en la región adyacente al centrómero. También existen bandas C+ en los telómeros de los brazos p de los pares 1, 2, 5, 8 y 10, así como en los de los brazos q de los pares 1, 2, 3, 4, 5 y 6. En la región adyacente a las CSs del par 6 en algunas metafases se presenta una banda C de tonalidad intermedia (gris, C ± o no C+).

TABLA 2. Datos cariométricos de las especies incluídas en el presente estudio. RMUS: *Rana muscosa,* RCAS: *R. cascadae,* EROS: *Eupsophus roseus,* EMIG: *E. migueli,* ECON: *E. contulmoensis,* ECAL: *E. calcaratus,* EEMI: *E. emiliopugini,* EVER: *E. vertebralis,* PTHA: *Pleurodema thau,*; CCAU: *Caudiverbera caudiverbera,* ABAR: *Alsodes barrioi,* ATUM: *A. tumultuosus,* AAUS: *A. australis,* AMON: *A. montanus,* APEH: *A. pehuenche,* AVAN: *A. vanzolinius,* AVER: *A. verrucosus,* AVIT: *A.* aff. *vittatus,* ANOD: *A. nodosus,* TARE: *Telmatobius arequipensis,* TCAR: *T. carrillae,* TMAR: *T. marmoratus,* TRIM: *T. rimac,* TJEL: *T. jelskii,* BMAC: *Batrachophrynus macrostomus,* BBRA: *B. brachydactylus,* L%: longitud relativa, IC: índice centromérico, TC: tipo cromosómico, m: metacéntrico, sm: submetacéntrico, st: subtelocéntrico, t: telocéntrico.

TABLE 2. Karyometric data of the species included in the present study. RMUS: *Rana muscosa,* RCAS: *R. cascadae,* EROS: *Eupsophus roseus,* EMIG: *E. migueli,* ECON: *E. contulmoensis,* ECAL: *E. calcaratus,* EEMI: *E. emiliopugini,* EVER: *E. vertebralis,* PTHA: *Pleurodema thau,*; CCAU: *Caudiverbera caudiverbera,* ABAR: *Alsodes barrioi,* ATUM: *A. tumultuosus,* AAUS: *A. australis,* AMON: *A. montanus,* APEH: *A. pehuenche,* AVAN: *A. vanzolinius,* AVER: *A. verrucosus,* AVIT: *A.* aff. *vittatus,* ANOD: *A. nodosus,* TARE: *Telmatobius arequipensis,* TCAR: *T. carrillae,* TMAR: *T. marmoratus,* TRIM: *T. rimac,* TJEL: *T. jelskii,* BMAC: *Batrachophrynus macrostomus,* BBRA: *B. brachydactylus,* L%: relative length, IC: centromeric index, TC: cromosomic type, m: metacentric, sm: submetacentric, st: subteocentric, t: telocentric.

Especie		Par cromosómico																
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
	L%	14.95	12.99	11.54	11.51	9.48	6.50	5.92	5.42	5.03	4.83	4.41	4.19	3.22				
RMUS	IC	0.445	0.362	0.371	0.418	0.439	0.261	0.446	0.421	0.123	0.396	0.424	0.105	0.089	–	–	–	–
	TC	m	sm	sm	m	m	sm	m	m	t	m	m	t	t				
	L%	14.98	14.46	12.38	11.86	9.98	5.91	5.64	5.38	4.73	4.53	3.70	3.43	3.02				
RCAS	IC	0.446	0.357	0.448	0.385	0.454	0.236	0.365	0.372	0.439	0.437	0.474	0.352	0.469	–	–	–	–
	TC	m	sm	m	sm	m	st	sm	sm	m	m	m	sm	m				
	L%	21.02	12.58	11.98	7.53	6.00	5.71	5.70	5.01	4.42	4.29	3.92	3.50	3.15	2.75	2.41		
EROS	IC	0.473	0.289	0.223	0.038	0.047	0.023	0.412	0.435	0.428	0.079	0.080	0.436	0.033	0.44/0.05	0.099	–	–
	TC	m	sm	st	t	t	t	m	m	m	t	t	m	t	m/t	t		
	L%	19.98	13.25	11.32	7.61	6.30	5.78	5.5	5.18	4.63	4.42	4.20	3.65	3.24	2.66	2.22		
EMIG	IC	0.482	0.311	0.238	0.043	0.051	0.066	0.448	0.463	0.454	0.081	0.078	0.452	0.043	0.439	0.113	–	–
	TC	m	sm	st	t	t	t	m	m	m	t	t	m	t	m	t		
	L%	19.02	12.18	11.08	7.79	6.12	5.55	4.93	4.83	4.48	4.21	4.15	3.81	3.56	3.47	3.31		
ECON	IC	0.476	0.299	0.189	0.076	0.106	0.453	0.431	0.114	0.082	0.449	0.435	0.101	0.136	0.422	0.121	–	–
	TC	m	sm	st	t	t	m	m	t	t	m	m	t	t	m	t		
	L%	19.74	13.16	11.18	8.22	7.92	7.88	5.76	4.93	4.93	3.39	3.28	2.96	2.63	2.14	2.02		
ECAL	IC	0.476	0.267	0.221	0.018	0.482	0.022	0.408	0.417	0.094	0.453	0.076	0.091	0.446	0.101	0.084	–	–
	TC	m	sm	st	t	m	t	m	m	t	m	t	t	m	t	t		
	L%	13.99	12.31	11.58	10.99	9.91	8.81	6.47	5.44	4.70	4.45	3.62	3.13	2.47	2.14			
EEMI	IC	0.442	0.198	0.128	0.456	0.203	0.184	0.333	0.437	0.465	0.409	0.458	0.482	0.411	0.447	–	–	–
	TC	m	st	st	m	st	st	sm	m	m	m	m	m	m	m			
	L%	12.76	12.21	11.84	11.11	10.09	8.68	6.66	5.43	4.77	4.52	3.66	3.17	2.70	2.41			
EVER	IC	0.471	0.187	0.227	0.467	0.222	0.143	0.304	0.473	0.469	0.471	0.462	0.468	0.122	0.457	–	–	–
	TC	m	st	st	m	st	st	sm	m	m	m	m	m	t	m			

.../...

.../...

Especie		Par cromosómico																
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
	L%	19.74	14.98	11.91	10.21	10.21	9.53	7.83	5.45	3.47	3.40	3.27						
PTHA	IC	0.483	0.273	0.229	0.333	0.167	0.429	0.274	0.375	0.392	0.360	0.250	–	–	–	–	–	–
	TC	m	sm	st	sm	st	m	sm	m	m	sm	sm						
	L%	14.86	11.26	10.27	9.86	8.97	8.73	5.96	5.44	5.29	5.11	4.85	4.79	4.64				
CCAU	IC	0.467	0.354	0.228	0.421	0.237	0.218	0.459	0.433	0.426	0.455	0.425	0.438	0.444	–	–	–	–
	TC	m	sm	st	sm	st	st	m	m	m	m	m	m	m				
	L%	9.98	9.96	9.06	8.08	7.44	7.18	6.79	6.41	6.15	5.01	4.84	4.03	3.60	3.22	3.09	2.83	2.32
ABAR	IC	0.176	0.188	0.194	0.121	0.065	0.078	0.361	0.052	0.392	0.288	0.072	0.058	0.092	0.442	0.467	0.438	0.011
	TC	st	st	st	t	t	t	sm	t	m	sm	t	t	t	m	m	m	t
	L%	13.55	12.52	11.38	9.96	9.60	8.96	5.56	5.20	5.13	5.02	4.65	4.36	4.31				
ATUM	IC	0.424	0.221	0.363	0.214	0.457	0.226	0.444	0.442	0.428	0.451	0.468	0.478	0.481	–	–	–	–
	TC	m	st	sm	st	m	st	m	m	m	m	m	m	m				
	L%	13.49	12.82	12.07	11.85	9.51	9.17	5.43	5.16	5.14	4.96	4.87	3.91	2.61				
AAUS	IC	0.364	0.435	0.229	0.220	0.427	0.194	0.443	0.428	0.433	0.459	0.365	0.472	0.364	–	–	–	–
	TC	sm	m	st	st	m	st	m	m	m	m	sm	m	sm				
	L%	13.95	13.02	12.09	11.16	10.23	9.30	6.51	5.58	4.19	4.19	3.72	3.26	2.79				
AMON	IC	0.401	0.324	0.273	.216	0.465	0.306	0.214	0.382	0.343	0.227	0.387	0.439	0.426	–	–	–	–
	TC	m	sm	sm	st	m	st	st	m	sm	st	m	m	m				
	L%	14.98	12.75	12.51	12.42	10.81	10.41	5.51	5.45	5.38	4.94	4.82						
ANOD	IC	0.334	0.238	0.359	0.197	0.333	0.453	0.469	0.402	0.444	0.480	0.415	–	–	–	–	–	–
	TC	sm	st	sm	st	sm	m	m	m	m	m	m						
	L%	14.23	12.05	10.98	10.21	9.88	9.19	5.96	5.73	5.22	4.57	4.19	4.14	3.63				
APEH	IC	0.438	0.446	0.235	0.194	0.476	0.208	0.458	0.467	0.449	0.421	0.462	0.396	0.433	–	–	–	–
	TC	m	m	st	st	m	st	m	m	m	m	m	m	m				
	L%	14.88	13.32	12.05	11.03	9.68	8.56	5.81	5.25	4.68	4.12	3.45	3.14	2.98				
AVAN	IC	0.402	0.371	0.228	0.182	0.412	0.197	0.429	0.387	0.368	0.436	0.442	0.472	0.012	–	–	–	–
	TC	m	sm	st	st	m	st	m	m	sm	m	m	m	t				
	L%	13.52	12.45	11.11	10.52	9.01	8.33	6.41	5.82	5.61	5.47	4.18	4.01	3.52				
AVER	IC	0.475	0.393	0.209	0.196	0.477	0.188	0.283	0.438	0.456	0.417	0.424	0.326	0.363	–	–	–	–
	TC	m	m	st	st	m	st	sm	m	m	m	m	sm	sm				
	L%	14.28	12.66	11.02	10.03	9.52	9.14	6.45	6.09	5.39	5.15	4.43	3.58	3.01				
AVIT	IC	0.479	0.455	0.199	0.418	0.143	0.159	0.464	0.443	0.452	0.447	0.398	0.431	0.476	–	–	–	–
	TC	m	m	st	m	st	st	m	m	m	m	m	m	m				

.../...

.../...

Especie		Par cromosómico																
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
	L%	17.26	13.43	12.48	12.38	11.30	5.10	5.01	4.49	4.38	4.06	3.41	3.40	3.33				
BBRA	IC	0.432	0.358	0.225	0.231	0.424	0.438	0.332	0.328	0.435	0.422	0.421	0.445	0.425	–	–	–	–
	TC	m	sm	st	st	m	m	sm	sm	m	m	m	m	m				
	L%	17.15	13.16	12.36	12.28	11.28	5.11	4.88	4.19	4.16	4.03	3.79	3.76	3.65				
BMAC	IC	0.444	0.343	0.213	0.207	0.445	0.432	0.354	0.383	0.409	0.363	0.456	0.472	0.463	–	–	–	–
	TC	m	sm	st	st	m	m	sm	m	m	sm	m	m	m				
	L%	17.32	13.74	11.15	10.66	9.95	6.71	5.08	4.89	4.80	4.79	4.06	3.61	3.24				
TARE	IC	0.463	0.363	0.204	0.241	0.405	0.442	0.476	0.438	0.366	0.357	0.458	0.455	0.452	–	–	–	–
	TC	m	sm	st	st	m	m	m	m	sm	sm	m	m	m				
	L%	17.19	13.44	11.17	10.89	9.95	5.83	5.46	5.24	4.73	4.61	4.10	3.87	3.52				
TCAR	IC	0.457	0.334	0.221	0.218	0.436	0.369	0.454	0.473	0.401	0.423	0.438	0.412	0.448	–	–	–	–
	TC	m	sm	st	st	m	sm	m	m	m	m	m	m	m				
	L%	17.80	13.30	12.15	11.23	10.55	6.29	4.99	4.82	4.50	4.43	3.55	3.38	2.97				
TMAR	IC	0.433	0.297	0.231	0.208	0.442	0.293	0.429	0.462	0.437	0.473	0.400	0.394	0.403	–	–	–	–
	TC	m	sm	st	st	m	sm	m	m	m	m	m	m	m				
	L%	16.33	11.97	11.38	10.93	9.73	7.30	5.45	5.08	5.01	4.40	4.32	4.29	3.91				
TJEL	IC	0.445	0.309	0.222	0.201	0.373	0.308	0.367	0.409	0.427	0.412	0.415	0.453	0.448	–	–	–	–
	TC	m	sm	st	st	sm	sm	sm	m	m	m	m	m	m				
	L%	16.26	12.13	11.52	10.37	9.06	6.40	6.12	5.11	5.24	4.95	4.83	4.36	3.69				
TRIM	IC	0.429	0.314	0.235	0.216	0.367	0.394	0.387	0.413	0.443	0.438	0.414	0.448	0.461	–	–	–	–
	TC	m	sm	st	st	sm	m	m	m	m	m	m	m	m				

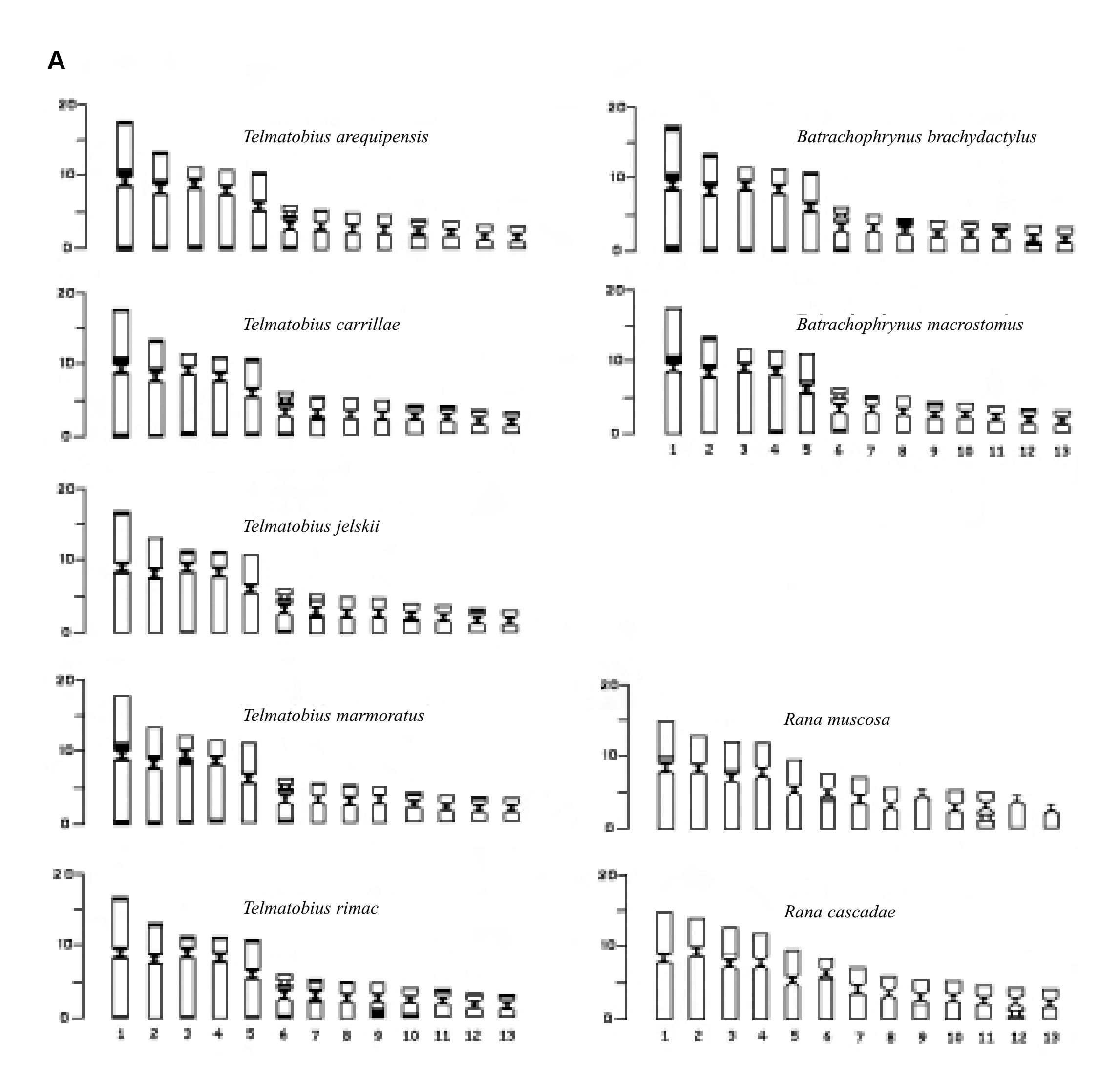
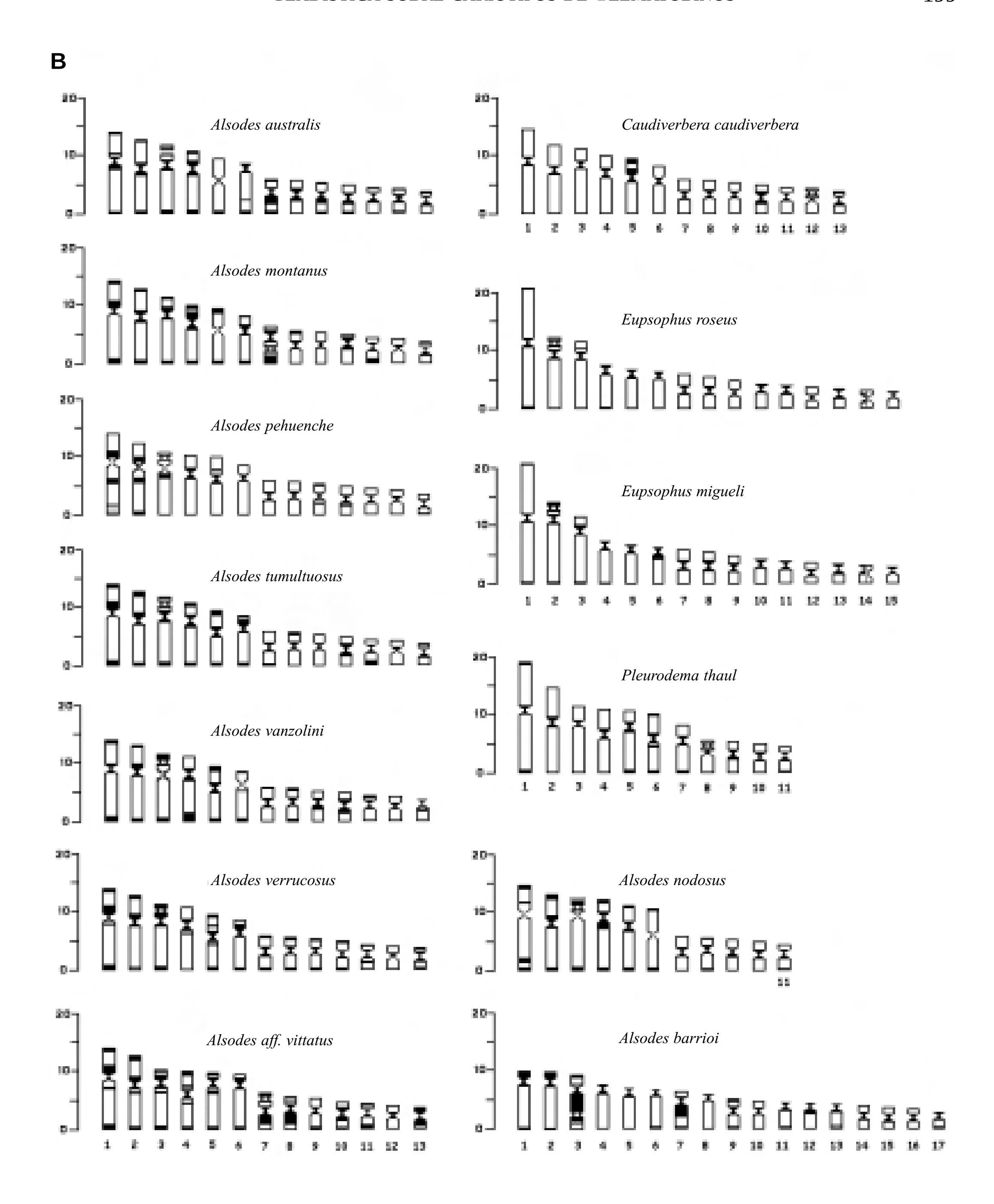
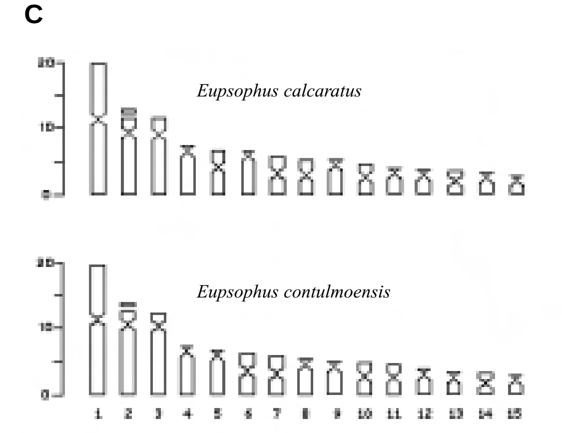


FIGURA 4. Ideogramas de las especies consideradas en el presente estudio. (A) Ideogramas de *Telmatobius* y *Batrachophrynus* (grupo interno, clado T-B), y de dos especies del género *Rana* (grupo externo). (B) *Alsodes*, *Caudiverbera*, *Eupsophus* y *Pleurodema* (integrantes del grupo interno por ser potenciales grupos hermanos del clado T-B); para propósitos filogenéticos, en *Alsodes australis*, cuyo mapeo de los Ag-RONs no conocemos, se admite como portadora de éstos a su única constricción secundaria (brazo p de su par 3). (C) Ideogramas de las especies del género *Eupsophus* obtenidos sólo con coloración convencional (integran el grupo interno por ser potenciales grupos hermanos del clado T-B); para propósitos filogenéticos, en las cuatro especies de *Eupsophus* aquí mostradas y cuyo mapeo de los Ag-RONs no conocemos, se admite como portadora de éstos a su única constricción secundaria (brazo p de su par 2; en *E. emiliopugini* se ubica en el brazo p de su par 3).

FIGURE 4. Idiograms of the species considered in the present study. (A) Idiograms of *Telmatobius* and *Batrachophrynus* (ingroup, clade T-B), and of two species of the genus *Rana* (outgroup). (B) *Alsodes*, *Caudiverbera*, *Eupsophus* and *Pleurodema* (included in the ingroup because they are potential sister groups of clade T-B); in *Alsodes australis*, the position of the Ag-RONs is unknown and, for phylogenetic purposes, we assume they are in the only secondary constriction (arm p of the pair 3). (C) Idiograms of the species of *Eupsophus* obtained only from conventional coloration (included in the ingroup because they are potential sister groups of clade T-B); in these four species of *Eupsophus*, the position of the Ag-RONs is unknown and, for phylogenetic purposes, we assume they are in the only secondary constriction (arm p of the pair 2; in *E. emiliopugini* it is located in the arm p of the pair 3).


B
Alsodes australis
Caudiverbera caudiverbera
Alsodes montanus
Eupsophus roseus
Alsodes pehuenche
Eupsophus migueli
Alsodes tumultuosus
Pleurodema thaul
Alsodes vanzolini
Alsodes verrucosus
Alsodes nodosus
Alsodes aff. vittatus
Alsodes barrioi

C



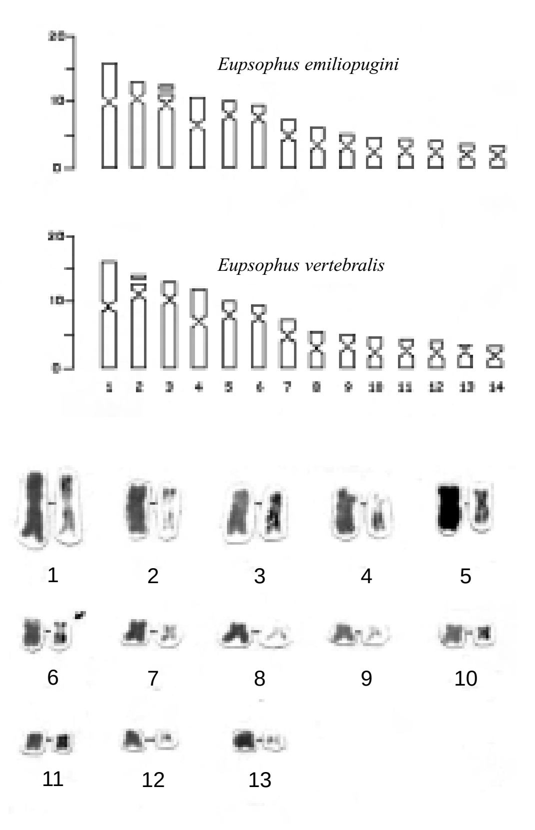


FIGURA 5. Resultado de la técnica secuencial Giemsa → Ag-RON para visualizar las regiones organizadoras del nucleolo (locus del DNA ribosomal). Dado que todas las muestras de *Telmatobius* y *Batrachophrynus* del Perú marcaron al mismo par cromosómico y la misma región cromosómica, se muestra como ejemplo sólo la que exhibió *T. arequipensis*. La flecha señala la marca sobre el brazo corto del par 6.

FIGURE 5. Results of the sequential Giemsa → Ag-RON technique to visualize the nucleolar organizer regions (locus of the ribosomal DNA). Because the same pair of chromosomes and chromosomal region was labelled in all samples of Peruvian *Telmatobius* and *Batrachophrynus*, only the case of *T. arequipensis* is shown, as an example. The arrow points to the labelling on the short arm of pair 6.

Batrachophrynus macrostomus. – Se halla en el par 1 una banda C+ muy notable en p, en la región adyacente al centrómero. Una banda C+ de menor tamaño se encuentra en el p del par 5, en la región adyacente al centrómero También existen bandas C+ en los telómeros de los brazos p de los pares 2, 7, 9 y 12, así como en q del par 6. Existe una banda C± en la región adyacente a las CSs del par 6 que se observa en algunas metafases.

Coloración Ag-RON

Los individuos del clado T-B sólo exhibieron al brazo corto del par 6 como el portador de las regiones organizadoras del nucleolo, coincidiendo con la única constricción secundaria de sus cariotipos (Fig. 5).

Taxones, caracteres cromosómicos y series de transformación

Se encontraron 33 caracteres con al menos dos estados cada uno para los 26 taxa. De éstos, 24 corresponden al intragrupo, de los que siete pertenecen al clado *Telmatobius* + *Batrachophrynus* (T-B) y 17 a sus potenciales grupos hermanos. Dos especies representaron al grupo externo. Los caracteres 1, 5, 6, 9, 12, 13, 16, 17 y 32 se procesaron como no aditivos o desordenados, en tanto que los demás se procesaron como ordenados.

Descripción de los caracteres y sus estados

Sobre la base de lo hallado en las Figs. 2-5, cada carácter es descrito y cada estado (indicado entre [ ]) es detallado a continuación, indicándose además en qué taxón (remplazado por su abreviatura) se encuentra. La Tabla 3 presenta los valores del porcentaje de heterocromatina por genoma haploide en las especies estudiadas. Se elaboró luego una matriz de datos (taxa por caracteres) para el análisis cladístico (Tabla 4).

Carácter 1. – Segmento adyacente al centrómero-brazo p (par cromosómico 1): [0] con banda C+ (positiva de tamaño simple), presente en RMUS, AAUS y ANOD; [1] sin banda C+, en RCAS, EROS, EMIG, PTHA, CCAU, AVAN, TRIM y TJEL; [2] con banda extensa C+++ (mayor que el triple del tamaño simple), en ABAR, ATUM, AMON, APEH, AVER, AVIT, TARE, TCAR, TMAR, BMAC y BBRA; [?] desconocido, en ECON, ECAL, EEMI y EVER.

TABLA 3. Porcentaje de heterocromatina por genoma haploide en las especies estudiadas.

TABLE 3. Percentage of heterochromatin per haploid genome in the species studied.

Especie	% Heterocromatina
Alsodes australis	23.05
Alsodes barrioi	28.32
Alsodes montanus	29.29
Alsodes nodosus	27.17
Alsodes pehuenche	22.43
Alsodes tumultuosus	28.32
Alsodes vanzolinius	26.54
Alsodes verrucosus	31.02
Alsodes aff. vittatus	34.18
Batrachophrynus brachydactylus	20.93
Batrachophrynus macrostomus	16.40
Caudiverbera caudiverbera	10.76
Eupsophus roseus	10.06
Eupsophus migueli	10.85
Pleurodema thaul	15.66
Telmatobius arequipensis	19.13
Telmatobius carrillae	20.89
Telmatobius jelskii	12.22
Telmatobius marmoratus	19.83
Telmatobius rimac	16.36
Rana muscosa	10.07
Rana cascadae	9.08

Carácter 2. – Telómero de q (par 1): [0] C– (con banda negativa), en RMUS, RCAS, CCAU, TJEL y BMAC; [1] C+, presente en EROS, EMIG, PTHA, ABAR, ATUM, AAUS, AMON, APEH, AVAN, AVER, AVIT, ANOD, TARE, TCAR, TMAR, TRIM y BBRA; [?] desconocido, en ECON, ECAL, EEMI y EVER.

Carácter 3. – Telómero de q (par 2): [0] C–, en RMUS, RCAS, EROS, PTHA, CCAU, ABAR, TRIM, TJEL y BMAC; [1] C+, presente en EMIG, ATUM, AAUS, AMON, APEH, AVAN, AVER, AVIT, ANOD, TARE, TCAR, TMAR y BBRA; [?] desconocido, en ECON, ECAL, EEMI y EVER.

Carácter 4. – Telómero de p (par 3): [0] C–, en RMUS, RCAS, EROS, EMIG, PTHA, CCAU, AAUS, APEH, TARE, TCAR, TMAR, BMAC y BBRA; [1] C++ (tamaño doble), presente en ATUM, AMON, AVAN, AVER, AVIT y ANOD; [2] C+ (tamaño simple), en ABAR, TRIM y TJEL; [?] desconocido, en ECON, ECAL, EEMI y EVER.

Carácter 5. – Centrómero y segmento adyacente al centrómero-brazo p o q (par 3): [0] centrómero C+ y segmentos adyacentes C–, en RMUS, RCAS y EROS; [1] centrómero C– y segmentos adyacentes C–, en EMIG, PTHA, CCAU, ATUM, AAUS, AVAN, ANOD, TARE, TCAR, TRIM, TJEL, BMAC y BBRA; [2] centrómero y segmento adyacente del brazo p C+, en AMON y AVER; [3] centrómero y segmento adyacente del brazo q C+, en ABAR, APEH, AVIT y TMAR; [?] desconocido, en ECON, ECAL, EEMI y EVER.

Carácter 6. – Telómero de q (par 3): [0] C–, en RMUS, RCAS, EROS, PTHA, CCAU,

TABLA 4. Matriz de datos para estudios filogenéticos (taxones vs caracteres) de las especies consideradas (grupo externo e intragrupo). Véase abreviaturas en la Tabla 2.

TABLE 4. Data matrix for phylogenetic studies (taxa vs characters) of the species considered (outgroup and ingroup). See abbreviations in Table 2.

	Caracteres cromosómicos																																
Taxón	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
RMUS	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	?	0	1	0	?	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	?	2	0
RCAS	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	?	4	0
EROS	1	1	0	0	0	0	?	0	?	0	0	0	?	2	3	6	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2	0	2	1	1	?
EMIG	1	1	1	0	1	1	?	0	?	0	0	0	?	2	3	6	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2	0	2	1	1	?
ECON	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	3	?	?	2	3	6	?	0	0	0	0	?	1	0	0	1	1	2	?	2	0	1	?
ECAL	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	2	3	6	?	0	0	0	0	?	1	0	0	1	1	2	?	2	0	1	?
EEMI	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	2	1	6	?	1	1	1	1	?	1	1	0	1	1	1	?	2	?	4	?
EVER	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	2	1	6	?	1	1	0	1	?	1	1	0	1	1	1	?	2	?	3	?
PTHA	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	2	?	?	0	3	1	?	1	?	?	2	1	1	1	0	2	1	0	1	1	?	4	0
CCAU	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	?	4	0
ABAR	2	1	0	2	3	1	?	0	?	0	0	1	?	2	2	5	?	1	0	0	3	4	1	0	0	1	1	2	1	3	0	0	?
ATUM	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	3	0	1	1	1	0	4	1	1	0	0	1	1	1	1	?	4	1
AAUS	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	3	1	1	1	1	0	4	1	1	0	0	1	1	0	1	?	3	?
AMON	2	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	2	0	1	1	1	0	4	1	1	0	0	1	1	0	1	?	4	0
APEH	2	1	1	0	3	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	3	0	1	1	1	0	4	1	1	0	0	1	1	0	1	?	4	0
AVAN	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	3	0	1	1	0	0	4	1	1	0	0	1	1	0	1	?	3	0
AVER	2	1	1	1	2	1	0	3	1	1	1	0	1	0	1	3	0	1	1	1	0	4	1	1	0	0	1	1	1	1	?	4	0
AVIT	2	1	1	1	3	1	1	3	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	4	1	1	0	0	1	1	1	1	?	4	0
ANOD	0	1	1	1	1	1	1	2	1	1	4	?	?	1	1	4	?	1	?	?	2	4	1	1	0	0	1	1	0	1	?	4	0
TARE	2	1	1	0	1	1	0	0	1	1	3	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	3	1	1	0	0	1	1	1	0	?	4	0
TCAR	2	1	1	0	1	1	1	0	1	1	3	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	3	1	1	0	0	1	1	1	0	?	4	1
TMAR	2	1	1	0	3	1	0	0	0	0	3	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	3	1	1	0	0	1	1	1	0	?	4	1
TRIM	1	1	0	2	1	1	0	2	1	1	3	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	?	4	2
TJEL	1	0	0	2	1	1	0	0	0	0	3	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	?	4	2
BMAC	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	2	1	1	0	0	1	1	1	0	?	4	1
BBRA	2	1	1	0	1	1	0	0	1	0	3	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	3	1	1	0	0	1	1	1	0	?	4	1

APEH y BMAC; [1] C+, presente en EMIG, ABAR, ATUM, AAUS, AMON, AVAN, AVER, AVIT, ANOD, TARE, TCAR, TMAR, TRIM, TJEL y BBRA; [?] desconocido, en ECON, ECAL, EEMI y EVER.

Carácter 7. – Telómero de p (par 4): [0] C–, en RMUS, RCAS, PTHA, CCAU, APEH, AVAN, AVER, TARE, TMAR, TRIM, TJEL BMAC y BBRA; [1] C+, presente en ATUM, AAUS, AMON, AVIT, ANOD y TCAR; [?] desconocido o no apreciable, en ABAR, EROS, EMIG, ECON, ECAL, EEMI y EVER.

Carácter 8. – Segmento adyacente al centrómero-brazo p o q (par 4): [0] C–, en RMUS, RCAS, EROS, EMIG, PTHA, CCAU, ABAR, ATUM, APEH, AVAN, TARE, TCAR, TMAR, TJEL, BMAC y BBRA; [1] banda C+ continua sobre brazo p, en AAUS y AMON; [2] banda C+ continua sobre brazo q, presente en ANOD y TRIM; [3] banda C+ separada sobre brazo q, en AVER y AVIT; [?] ausente o desconocido, en ECON, ECAL, EEMI y EVER.

Carácter 9. – Telómero de p (par 5): [0] C–, en RCAS, RMUS, PTHA, AAUS, APEH, TMAR, TJEL y BMAC; [1] C+, presente en CCAU, ATUM, AMON, AVAN, AVER, AVIT, ANOD, TARE, TCAR, TRIM y BBRA; [?] desconocido o no apreciable (por ser t), en ABAR, EROS, EMIG, ECON, ECAL, EEMI y EVER.

Carácter 10. – Telómero de q (par 5): [0] C–, en RMUS, RCAS, EROS, EMIG, PTHA, CCAU, ABAR, APEH, TMAR, TJEL, BMAC y BBRA; [1] C+, presente en ATUM, AAUS, AMON, AVAN, AVER, AVIT, ANOD, TARE, TCAR y TRIM; [?] desconocido o no apreciable, en EMIG, ECON, ECAL, EEMI y EVER.

Carácter 11. – Forma y tamaño par 7 (T) o 6 (A): [0] t, en EROS, EMIG, ABAR y AAUS; [1] st menor, en RMUS, RCAS, ECAL, EEMI, EVER, CCAU, ATUM; AMON, APEH, AVAN, AVER y AVIT; [2] st mayor, en PTHA; [3] m menor, en ECON, TARE, TCAR, TMAR, TRIM, TJEL, BMAC y BBRA; [4] m mayor, en ANOD.

Carácter 12. – Segmento adyacente al centrómero-brazo q (par 12): [0] C–, en RCAS, EROS, EMIG, CCAU, ATUM, AAUS, AMON, APEH, AVAN, AVER, AVIT, TCAR, TMAR, TRIM, TJEL y BMAC; [1] C+, en ABAR, TARE y BBRA; [?] desconocido o ausente (por fusión o ser t), en RMUS, ECON, ECAL, EEMI, EVER, PTHA y ANOD.

Carácter 13. – Telómero de p (par 13): [0] C–, en RCAS, APEH, AVAN, TARE, TMAR, TJEL, BMAC y BBRA; [1] C+, en CCAU, ATUM, AAUS, AMON, AVER, AVIT, TCAR y TRIM; [?] desconocido o ausente (por fusión o ser t), en RMUS, EROS, EMIG, ECON, ECAL, EEMI, EVER, ABAR y ANOD.

Carácter 14. – Forma y tamaño del par 5: [0] Longitud Relativa (L%) de m > 10, en RMUS, RCAS, PTHA, CCAU, ATUM, AAUS, AMON, APEH, AVAN, AVER, AVIT, TARE, TCAR, TMAR, TRIM, TJEL, BMAC y BBRA; [1] L% de st > 10, en ANOD; [2] L% de t < 10, en EROS, EMIG, ECON, ECAL, EEMI, EVER y ABAR.

Carácter 15. – Tamaño del par 1: [0] L% entre 16-18, en TARE, TCAR, TMAR, TRIM, TJEL, BMAC y BBRA; [1] L% entre 15-12, en RMUS, RCAS, EEMI, EVER, CCAU, ATUM, AAUS, AMON, APEH, AVAN, AVER, AVIT y ANOD; [2] L% < 10, en ABAR; [3] L% > 19, en EROS, EMIG, ECON, ECAL y PTHA.

Carácter 16. – Ubicación de las RONs: [0] brazo p o q de cromosoma 11 (o 12 en *Rana*), en RMUS, RCAS y CCAU; [1] brazo p de par 6 (T), 7 (A), 8 (P), en PTHA, AVIT, TARE, TCAR, TMAR, TRIM, TJEL, BMAC y BBRA; [2] brazo q de par 7 en AMON; [3] brazo p de par 3 subtelomérico, ATUM,

AAUS, APEH, AVAN y AVER; [4] brazo p de par 3 adyacente al centrómero, en ANOD; [5] brazo q de par 3, en ABAR; [6] brazo p de par 2, en EROS, EMIG, ECON, ECAL, EEMI y EVER.

Carácter 17. – Telómero de p (par 12): [0] C–, en RCAS, EROS, EMIG, CCAU, ATUM, AMON, APEH, AVAN, AVER, AVIT, TARE y BBRA; [1] C+, en AAUS, TCAR, TMAR, TRIM, TJEL y BMAC; [?] desconocido o ausente (por fusión o ser t), en ECON, ECAL, EEMI, EVER, ABAR y ANOD.

Carácter 18. – Forma de par 9: [0] t, en RCAS, EROS, EMIG, EEMI, EVER, PTHA, CCAU, ABAR , ATUM, AAUS, AMON, APEH, AVAN, AVER, AVIT, ANOD, TARE, TCAR, TMAR, TRIM, TJEL, BMAC y BBRA; [1] no t, en RMUS, ECON y ECAL.

Carácter 19. – Forma del par 12: [0] t, en RMUS, EROS, EMIG, ECON, ECAL y ABAR; [1] m, en RCAS, EEMI, EVER, CCAU, ATUM, AAUS, AMON, APEH, AVAN, AVER, AVIT, TARE, TCAR, TMAR, TRIM, TJEL, BMAC y BBRA; [?] ausente (por fusión), en PTHA y ANOD.

Carácter 20. – Forma del par 13: [0] t, en RMUS, EROS, EMIG, ECON, ECAL, EVER, ABAR y AVAN; [1] m, en RCAS, EEMI, CCAU, ATUM, AAUS, AMON, APEH, AVER, AVIT, TARE, TCAR, TMAR, TRIM, TJEL, BMAC y BBRA; [?] ausente, en PTHA y ANOD.

Carácter 21. – Número diploide: [0] 26 o 30, en RMUS, RCAS, EROS, EMIG, ECON, ECAL, CCAU, ATUM, AAUS, AMON, APEH, AVAN, AVER, AVIT, TARE, TCAR, TMAR, TRIM, TJEL, BMAC y BBRA; [1] 28, en EEMI y EVER; [2] 22, en PTHA y ANOD; [3] 34, en ABAR.

Carácter 22. – Porcentaje de heterocromatina por genoma haploide: [0] < 11%, en RMUS, RCAS, EROS, EMIG y CCAU; [1] 12-14%, en PTHA, TRIM y TJEL; [2] 15-17%, en BMAC; [3] 19-21%, en TARE, TCAR, TMAR y BBRA; [4] > 22%, en ABAR, ATUM, AAUS, AMON, APEH, AVAN, AVER y AVIT; [?] desconocido, en ECON, ECAL, EEMI y EVER.

Carácter 23. – Forma del par 10: [0] t, en EROS y EMIG; [1] no t, en RMUS, RCAS, ECON, ECAL, EEMI, EVER, PTHA, CCAU, ABAR, ATUM, AAUS, AMON, APEH, AVAN, AVER, AVIT, ANOD, TARE, TCAR, TMAR, TRIM, TJEL, BMAC y BBRA.

Carácter 24. – Forma del par 11: [0] t, en RMUS, RCAS, ECON, ECAL, EEMI, PTHA, CCAU, ATUM, AAUS, AMON, APEH, AVAN, AVER, AVIT, TARE, TCAR, TMAR, TRIM, TJEL, BMAC y BBRA; [1] no t, en EROS, EMIG, EEMI, EVER y ABAR.

Carácter 25. – Par sexual heteromórfico: [0] ausente, en RMUS, RCAS , PTHA, CCAU, ABAR, ATUM, AAUS, AMON, APEH, AVAN, AVER, AVIT, ANOD, TARE, TCAR, TMAR, TRIM, TJEL, BMAC y BBRA; [1] presente, en EROS y EMIG; [?] desconocido, en ECON, ECAL, EEMI, EVER.

Carácter 26. – Forma de par 2: [0] sm, en RMUS, RCAS, CCAU, ATUM, AAUS, AMON, APEH, AVAN, AVER, AVIT, ANOD, TARE, TCAR, TMAR, TRIM, TJEL, BMAC y BBRA; [1] st, en EROS, EMIG, ECON, ECAL, EEMI, EVER, y ABAR; [2] m, en PTHA.

Carácter 27. – Forma de par 3: [0] m, en RMUS y RCAS; [1] st, en EROS, EMIG ECON, ECAL, EEMI, EVER, PTHA, CCAU, ABAR, ATUM, AAUS, AMON, APEH, AVAN, AVER, AVIT, ANOD, TARE, TCAR, TMAR, TRIM, TJEL, BMAC y BBRA.

Carácter 28. – Forma de par 4: [0] m o sm, en RMUS, RCAS y PTHA; [1] st, en EEMI, EVER, CCAU, ATUM, AAUS, AMON, APEH, AVAN, AVER, AVIT, ANOD, TARE, TCAR, TMAR, TRIM, TJEL, BMAC y BBRA; [2] t, en EROS, EMIG, ECON, ECAL y ABAR.

Carácter 29. – Centrómeros de pares cromosómicos: [0] con al menos un par con centrómero C–, en EROS, EMIG, AAUS, AMON, APEH, AVAN y ANOD; [1] todos los pares con centrómeros C+, en RMUS, RCAS, PTHA, CCAU, ABAR, ATUM, AVER, AVIT, TARE, TCAR, TMAR, TRIM, TJEL, BMAC y BBRA; [?] desconocido, en ECON, ECAL, EEMI y EVER.

Carácter 30. – Número de pares mayores: [0] cinco (m, sm o st), en RMUS, RCAS, TARE, TCAR, TMAR, TRIM, TJEL, BMAC y BBRA; [1] seis (m, sm o st), en PTHA, CCAU, ATUM, AAUS, AMON, APEH, AVAN, AVER, AVIT y ANOD; [2] tres (m, sm o st), en EROS, EMIG, ECON, ECAL, EEMI y EVER; [3] pares mayores indistinguibles de los menores (gradiente continuo de par mayor a menor, en ABAR.

Carácter 31. – Forma del par 15: [0] t, en ECON, ECAL y ABAR; [1] m, en EROS y EMIG; [?] desconocido o ausente, en RMUS, RCAS, EEMI, EVER, PTHA, CCAU, ATUM, AAUS, AMON, APEH, AVAN, AVER, AVIT, ANOD, TARE, TCAR, TMAR, TRIM, TJEL, BMAC y BBRA.

Carácter 32. – Presencia de telocéntricos en cariotipo: [0] ocho pares, en ABAR; [1] siete pares, en EROS, EMIG, ECON y ECAL; [2] tres pares, en RMUS; [3] un par, en EVER, AAUS y AVAN; [4] 0 pares, en RCAS, EEMI, PTHA, CCAU, ATUM, AMON, APEH, AVER, AVIT, ANOD, TARE, TCAR, TMAR, TRIM, TJEL, BMAC y BBRA.

Carácter 33. – Telómero del p del par 7 (en T-B) o 6 (en *Alsodes*): [0] C–, en RMUS, RCAS, PTHA, CCAU, AMON, APEH, AVAN, AVER, AVOT, ANOD y TARE; [1] C+, en ATUM, TCAR, TMAR, BMAC y BBRA; [2] C+ tamaño doble, en TRIM y TJEL; [?] desconocido o ausente, en EROS, EMIG, ECON, ECAL, EEMI, EVER, ABAR y AAUS.

Análisis cladístico

A partir de la matriz de datos cromosómicos (Tabla 4) el procedimiento heurístico concluyó con la obtención de un único cladograma o árbol de longitud 133, índice de consistencia (CI) 0.47 e índice de retención (RI) 0.71 (Fig. 6). La Fig. 7 muestra la existencia en nuestra matriz, o bien de una muy importante "señal filogenética" (HILLIS, 1991; HUELSENBECK, 1991), o de un desvío en la distribución de las longitudes de los árboles más cortos o parsimoniosos hacia la izquierda que no puede deberse al azar (HILLIS, 1991; ALLARD *et al.,* 1999). El valor de tal señal ("skewness") G1 = – 0.5552, cifra considerada alta por estos autores, en tanto que la Fig. 6 muestra los valores de "bootstrap" y "jacknife" para cada nodo del cladograma. El cladograma se encuentra totalmente resuelto (sin politomías) y contiene varios agrupamientos ("clusters") o clados, uno de los cuales comprende a las especies de *Telmatobius* y *Batrachophrynus* del Perú (clado T-B). Su valor de "bootstrap" es de 45% y el de "jacknife" 87% (nodo 44, Fig. 6). Cinco sinapomorfías sustentan este clado: a) el par cromosómico 7 es un metacéntrico de menor tamaño; b) la longitud relativa del par 1 está entre el 16-18% de la longitud total de su genoma haploide; c) presencia de banda C+ en el telómero del brazo corto del par 12; d) presencia de cinco pares mayores (m, sm, o st) en su cariotipo; y e) presencia de banda C+ en el telómero del brazo corto del par 7 (véase Apéndice I).

Batrachophrynus macrostomus se encuentra en la base del clado T-B junto con las especies restantes del mismo que forman otro clado. Éste está apoyado por valores de "bootstrap" y de "jacknife" de 10% y 52%, respectivamente, y por una sinapomorfía: el telómero del brazo largo de su par 3 que es C– (véase Apéndice I).

El clado T-B muestra a su vez dos clados

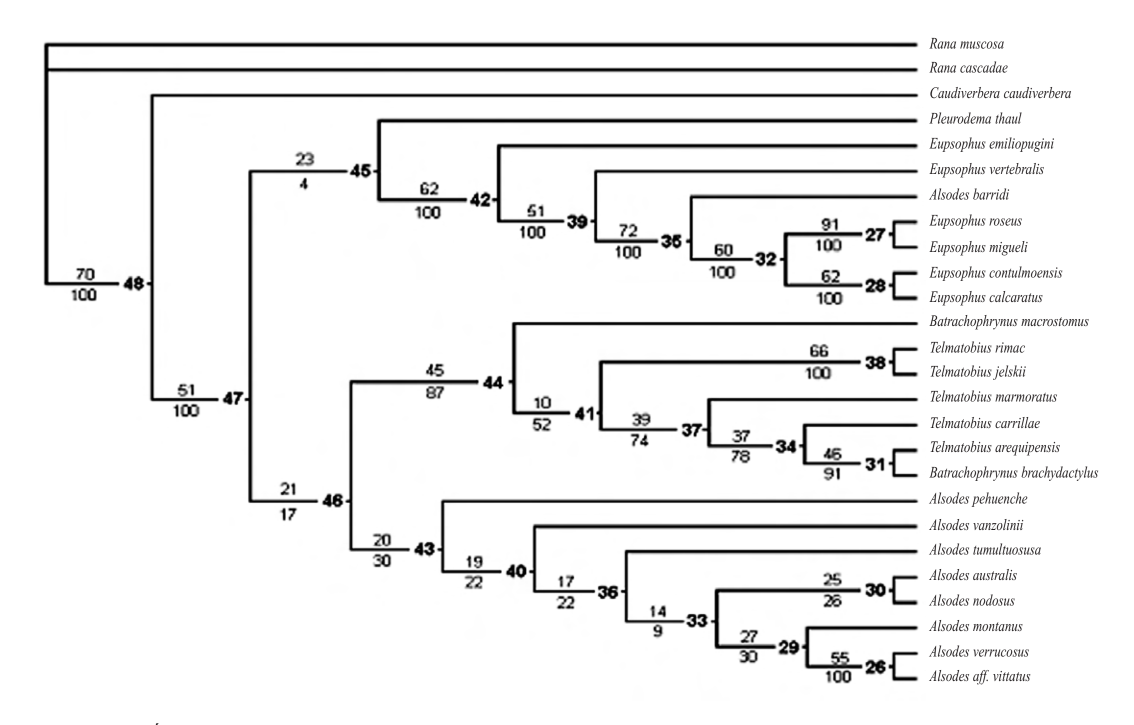


Figura 6. Único cladograma obtenido (LT: 133, CI: 0.47 y RI: 0.71). Los números en la parte superior de las ramas corresponden a los valores porcentuales del "bootstrap" y los que se encuentran en la parte inferior son los valores de "jacknife". El intragrupo, además de *Batrachophrynus macrostomus*, exhibe dos agrupamientos, pero ninguno contiene únicamente al par de especies del género *Batrachophrynus*.

Figure 6. Only cladograma obtained (LT: 133, CI: 0.47 y RI: 0.71). Bootstrap values are shown above the branches and jacknife values below them. In addition to *Batrachophrynus macrostomus*, the ingroup has two clusters, but none contains only the two species of *Batrachophrynus*.

resueltos. Uno está formado por *Telmatobius rimac* y *T. jelski,* que presenta valores de "bootstrap" y "jacknife" de 66% y 100% respectivamente (nodo 38, Fig. 6) y está sustentado por tres sinapomorfías: ausencia de banda C+ en el segmento adyacente al centrómero del brazo corto del par 1, presencia de banda C+ (tamaño simple) en el telómero del brazo corto del par 3, y presencia de banda C+ (tamaño doble) en el telómero del brazo corto del par 7. El segundo clado está formado por *T. marmoratus* en la base, *T. carrillae* en ubicación intermedia y el clado *T. arequipensis*-*B. brachydactylus*. Este último tiene valores de "bootstrap" y "jacknife" de 46% y 91% respectivamente (nodo 31, Fig. 6) y es apoyado por dos sinapomorfías: el segmento adyacente al centrómero del brazo largo de su par 12, que es C+, y el telómero del brazo corto del mismo par, que es C– (véase Apéndice I).

Entre los resultados cladísticos que afectan a especies no incluidas en el clado T-B cabe destacar que las especies del género *Alsodes* aparecen como el grupo hermano del clado T-B si exceptuamos a *A. barroi*. Éste forma grupo aparte con las especies del género *Eupsophus* y con *Pleurodema thaul*. *Caudiverbera caudiverbera,* aparte, aparece como la especie más basal del intragrupo.

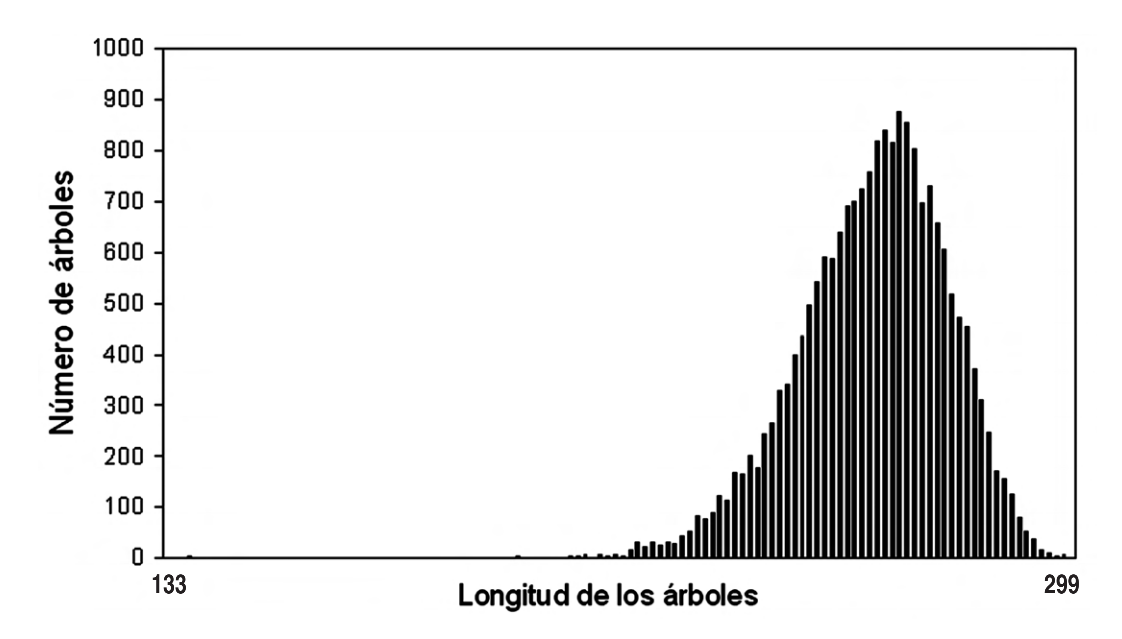


FIGURA 7. Distribución de las frecuencias de las longitudes de los árboles de la prueba "skewness" para conocer si los datos de la matriz contienen información filogenética significativa ("señal filogenética"). Número de árboles evaluados = 20 175; longitud del árbol más corto = 133; longitud del árbol más largo = 299; número de árboles retenidos = 1 (de longitud 133); promedio = 272.44; desviación típica = 9.979; G2 = 3.524 ("kurtosis"); G1 = –0.5552 ("skewness"). La distribución de los árboles de menor longitud (o más parsimoniosos) hacia la izquierda de la gráfica indica que el resultado no es producto del azar (los datos contienen información filogenética) y se expresa por una notable negatividad del sesgo (G1 negativo).

FIGURE 7. Distribution of the frequencies of the tree lengths in the "skewness-test" to determine if the data matrix contains phylogenetic signal. Number of trees evaluated = 20 175; length of the shortest tree = 133; length of the longest tree = 299; number of trees retained = 1 (length of 133); average = 272.44; standard deviation = 9.979; G2 = 3.524 ("kurtosis"); G1 = –0.5552 ("skewness"). The distribution of the shorter (or more parsimonious) trees toward the left indicates that the result is not random (the data have phylogenetic signal), which is expressed by a remarkable negative value of G1.

DISCUSIÓN

Inferencias filogenéticas

Entre las inferencias filogenéticas inmediatas que suscitan los resultados del cladograma producido a partir de caracteres cromosómicos (Fig. 6) destaca la existencia de sustento suficiente como para apoyar la hipótesis de que *Telmatobius* es un género parafilético si se consideran a *Batrachophrynus* como tal. Además aquí se aprecia que este taxón no es monofilético (Fig. 6), *B. macrostomus* aparece como el más basal del clado T-B en tanto que *B. brachydactylus* está estrechamente emparentado con *Telmatobius* (forma clado con *T. marmoratus*, *T. carrillae* y *T. arequipensis*), por lo que una primera propuesta es la de sinonimizar *Batrachophrynus* y *Telmatobius* (o al menos pasar *B. brachydactylus* al género *Telmatobius*).

Basándose fundamentalmente en caracteres osteológicos, LYNCH (1978, su Fig. 17A) señaló que en su cladograma elegido y además el más parsimonioso, *Batrachophrynus* aparecía como un grupo separado y distante de *Telmatobius* y que *Alsodes* figuraba como el grupo hermano de éste. Nuestros resultados no apoyan la hipótesis de la separación entre los dos primeros géneros y muestran

además que las especies de *Batrachophrynus* no forman un grupo monofilético separado de *Telmatobius* (Fig. 6). En cuanto a las especies del género *Alsodes*, si se excluye a *A. barrioi*, se puede considerar que en este punto tenemos una coincidencia inicial con LYNCH (1978) dado que tales especies aparecen como grupo hermano de *Telmatobius* (Fig. 6).

Un planteamiento nacido de LYNCH (1978, su Fig. 17A) y teniendo como base el mismo cladograma, es el referente a la proximidad de *Batrachophrynus* con *Caudiverbera* y *Telmatobufo*, que ha sido reforzado luego por BURTON (1998). Este autor ha señalado que si se incluye un determinado carácter muscular en el cladograma de LYNCH (1978) donde estos tres géneros forman un clado, crecería su superioridad relativa. Nuestros resultados (Fig. 6) no apoyan tal planteamiento, pues si bien *Caudiverbera caudiverbera* tiene la ubicación más basal de nuestro intragrupo, *Batrachophrynus* aparece estrechamente unido a *Telmatobius*. Por otro lado, dado que algunos de los criterios de análisis utilizados por LYNCH (1978), tales como carecer de grupo externo, formar sus grupos o clados por simplesiomorfías y otros, han sido seriamente cuestionados (WIENS, 1993), consideramos necesario revisar las relaciones de los Telmatobiinae propuestas por este autor.

Nuestros hallazgos (Fig. 6) tampoco apoyan los resultados de HEYER (1975) en el sentido de considerar a *Eupsophus* como el grupo hermano de *Telmatobius*, tal como aparece en sus tres cladogramas (Figs. 7- 9 en HEYER, 1975). Estos cladogramas, aunque anteriores a los de LYNCH (1978), fueron construidos sobre la base de criterios establecidos por HENNIG (1968), i.e. las sinapomorfías permiten la formación de clados.

Desde el trabajo de MORESCALCHI (1973) sobre cromosomas de anfibios enfocados a la citotaxonomía, quedó la vía expedita para su creciente empleo tanto para diferenciar como también para relacionar especies. Un hecho de interés para nosotros es que tanto HEYER (1975) como LYNCH (1978) consideraron los cariotipos de los telmatobinos, pero como conjuntos de caracteres cuya importancia no alcanzaron a explicitar. HEYER (1975) los incorporó en su matriz, en tanto que LYNCH (1978) los trató fuera de ella. Ambos trabajaron sólo con cariotipos coloreados convencionalmente, por lo que dispusieron de una fuente muy limitada de información para propósitos filogenéticos.

DÍAZ & VELOSO (1979), basándose en una comparación primaria de cariotipos bandeados, plantearon algunas relaciones de parentesco intergenéricas entre algunos telmatobinos y presentaron un cladograma con fuerte influencia “hennigiana” sobre la base del número diploide y a hallazgos en hexoquinasas (Fig. 5 en DÍAZ & VELOSO, 1979). Lo interesante de tal cladograma es que *Alsodes* y *Telmatobius* aparecen como grupos hermanos y que *Alsodes* se separa en dos ramas, una donde se ubican *A. nodosus* y las restantes especies de *Alsodes* con número cromosómico de 22 y 26, respectivamente, y con un patrón de hexoquinasas tipo ABD, y otra rama con una única especie de 2n = 34 y poseedora de hexoquinasas tipo CBD (que sería una plesiomorfía) identificada primariamente como *Alsodes* sp., y posteriormente descrita como *A. barrioi* (VELOSO *et al.,* 1981). Nuestros hallazgos apoyan esa parte de la interpretación gráfica de DÍAZ & VELOSO (1979), dado que todas las especies de *Alsodes* analizadas aquí de 2n = 22 y 26 aparecen como el clado hermano de *Telmatobius*, en tanto que *A. barrioi* (2n = 34) en nuestro cladograma forma un grupo aparte con las especies del género *Eupsophus* y con *Pleurodema thaul* (Fig 6).

En el otro extremo se encuentran estudios que defienden la validez de la condición monofilética y el rango genérico de las especies de *Batrachophrynus*. Trabajos recientes tales como los de SINSCH *et al.* (1995) y SINSCH & JURASKE (1995) lo hacen de manera explícita. Nuestros resultados (Fig. 6) no apoyan ni la monofilia ni el rango genérico de ambas y se sugiere un reanálisis de los datos de SINSCH & JURASKE (1995) debido a la detección de algunas deficiencias en la aplicación de la cladística a los mismos, tales como el proponer relaciones filogenéticas evaluando la presencia-ausencia de alelos fijos de *loci* aloenzimáticos a partir del uso de *T. culeus* como grupo externo, cuando debería ser un taxón no relacionado con el grupo de estudio. Estos autores tampoco incluyen una matriz de datos (taxa por caracteres) ni indican las sinapomorfías que sustentan la monofilia de las dos especies de *Batrachophrynus* que las lleve a formar un grupo separado de *Telmatobius*. Además, no explicitan el medio por el que construyeron su cladograma.

CEI (1986) propuso que *Batrachophrynus* es una rama ancestral especializada del linaje principal de *Telmatobius*, sin sustentar su propuesta. SINSCH & JURASKE (1995) plantearon la hipótesis de que el antepasado común de las especies de *Batrachophrynus* se separaró del "stock" de *Telmatobius* antes de su diferenciación en las especies recientes. Nuestra hipótesis plantea provisionalmente como alternativa que: a) los ancestros de *Batrachophrynus* se habrían separado de la población ancestral de *Telmatobius* actuales después de la diferenciación de ella en linajes geográficos (o ecológicos como señalan BENAVIDES *et al*., 2002), y b) *B. macrostomus* parece haberse separado primero y *B. brachydactylus* con posterioridad, y de una rama distinta del tronco ancestral conducente a los *Telmatobius* recientes.

Inferencias biogeográficas

Referente a la biogeografía histórica de *Batrachophrynus* y *Telmatobius,* lo planteado por DUELLMAN (1979) y SINSCH & JURASKE (1995) referente a la condición relíctica y la distribución geográfica del primer género, parecería ser aplicable sólo a *B. macrostomus*, pues tal planteamiento supone que las dos especies de *Batrachophrynus* forman un grupo monofilético y nuestros resultados sobre cariotipos (Fig. 6) no apoyan ni la monofilia de *Batrachophrynus* ni la separación de *B. brachydactylus* de las especies de *Telmatobius* estudiadas.

Dentro de la explicación que dan LAVILLA & SCROCCHI (1986) sobre la distribución de los Telmatobiinae, se incluye la de *Batrachophrynus* y la de *Telmatobius*. En este trabajo los autores introdujeron una modificación importante: *Telmatobius* habría tenido un centro de radiación secundario en la cuenca del lago Titicaca y una diversificación genérica discreta (*Batrachophrynus*) en el centro de Perú, si bien tal afirmación lleva implícito aceptar tanto la monofilia de *Batrachophrynus* como la de este género con *Telmatobius*. Nuestros resultados (Fig. 6) no pueden brindar apoyo en cuanto a la monofilia de *Batrachophrynus* se refiere, pero sí en cuanto a su relación con *Telmatobius*.

Una hipótesis interesante a explorar en un futuro cercano es la de LAVILLA (1985), que planteó admitir dos grupos de especies en *Telmatobius* sobre la base de la distribución geográfica del carácter larval binario (presencia-ausencia) de papilas orales intramarginales. A un grupo lo denominó meridional (con papilas) e incluye a todas las especies de Argentina, y al otro septentrional (sin papilas), donde estarían las demás especies de *Telmatobius,* incluyendo a *Batrachophrynus*. Según LAVILLA (1985) esto sugiere un patrón de radiación ancestral

en dirección sur-norte. Tras su origen, *Telmatobius* se habría dirigido hacia el norte por la vertiente oriental de los Andes y, desde el norte de Chile, a la vertiente occidental y el altiplano (Perú y Bolivia). Aquí se desarrolló un centro de radiación secundario y siguió por los Andes centrales de Perú hasta la depresión de Huancabamba, para finalmente alcanzar los Andes del norte en Ecuador. Sobre este punto no alcanzamos a tener opinión pues nuestro análisis incluye a los *Batrachophrynus* y a sólo algunas especies de *Telmatobius* del centro y sur del Perú. Cuando podamos incluir en nuestros análisis a más especies de *Telmatobius* que comprendan su amplia área de distribución, estaremos en condiciones de poder dar una opinión más certera de la biogeografía histórica del clado T-B.

Consecuencias taxonómicas y clasificatorias

¿Qué consecuencias tendrían nuestros resultados filogenéticos sobre la taxonomía y clasificación de las especies que actualmente conforman los géneros *Telmatobius* y *Batrachophrynus*? Si se tiene en cuenta que tales resultados emergen de procesar cromosomas, los cuales son la base física de los genes y sobre cuyos cambios estructurales se tiene razonable evidencia de que causan aislamiento reproductivo (WHITE, 1973, 1978; CÓRDOVA & LAMAS, 1997; RIESEBERG, 2001), y considerando que la sistemática moderna busca clasificaciones "naturales" (i.e. con base filogenética), entonces se tienen los argumentos necesarios para someter a prueba dichas taxonomía y clasificación y, de hecho, en este caso los resultados las cuestionan. Para superar la condición de "grupo artificial" que tiene el género *Telmatobius* y convertirlo en uno natural bastaría con admitir la inconveniencia de mantener al género *Batrachophrynus* y mover las especies que contiene al género *Telmatobius*. Estos cambios taxonómicos (*Batrachophrynus* sinónimo de *Telmatobius*) obviamente afectarán a su clasificación actual, siendo de la opinión que la decisión final y formal deberá emerger luego de la evaluación exhaustiva de las evidencias, en la que sin duda habrá de considerarse lo dicho por HENNIG (1968) acerca del origen de los grupos taxonómicos de orden superior y la cuestión de su existencia real: "... se observa claramente que en el sistema filogenético, de las especies reunidas en todo taxón de una categoría de orden superior no sólo se puede derivar una especie original común, sino que también ninguna especie que provenga de esta especie original puede caer fuera de este taxón".

Parecería existir una posibilidad –remota pero no desdeñable para nosotros– de mantener el género *Batrachophrynus* si sólo incluye a *B. macrostomus*, con las reservas que supone sugerir la existencia de un género monotípico que muchas veces sólo significa carencia de suficiente información sobre él (G. Lamas, comunicación personal).

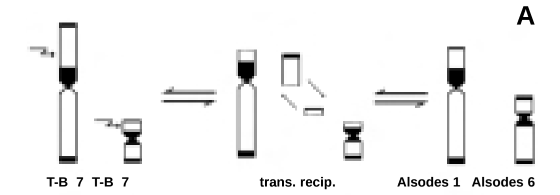
En cualquier caso, en los análisis filogenéticos futuros de los cariotipos de *Telmatobius* habrá que incorporar mayor cantidad de especies, de tal forma que comprenda toda la distribución geográfica del género (idealmente la de todos los Telmatobiini y algunos leptodactilinos como *Pleurodema thaul*), así como emplear más marcadores cromosómicos a fin de profundizar y robustecer la contribución de esta perspectiva para el esclarecimiento de sus relaciones de parentesco y su clasificación, desde un inicio muy complejas.

Diferencias cariotípicas y evolución cromosómica

El origen del género *Telmatobius* se ha

estimado como relativamente reciente. Se remontaría al Plio-Pleistoceno o quizá algo antes (alrededor de tres millones de años) (VILLWOCK, 1983; LAVENU, 1991; BENAVIDES *et al.,* 2002). Por otro lado, se considera que muchas de las diferencias génicas precisarían de un tiempo más prolongado de aislamiento para ser detectadas tras un evento de especiación. Así parece ocurrir en alozimas y albúminas tanto de *Telmatobius* como de otras especies (NEVO & SHAW, 1972; THAELER, 1972; NEVO *et al.,* 1974*,* 1987; AVISE, 1980, 2000; MAXSON & HEYER, 1982; SINSCH & JURASKE, 1995; BENAVIDES *et al.,* 2002). Por su parte, los cambios cromosómicos que involucran a las regiones de heterocromatina constitutiva parecen ser justamente uno de los primeros cambios asociados a especiación reciente (PATTON & SHERWOOD, 1982; YOON, 1989; CÓRDOVA & LAMAS, 1997), brindando información ahí donde la evidencia molecular y también la morfológica clásica no parecen suministrarla (THAELER, 1972; WILSON *et al.,* 1974; AVISE, 1980; CÓRDOVA & LAMAS, 1997; BENAVIDES *et al.,* 2002).

La primera afirmación que se puede hacer sobre la evolución de los cromosomas de los Telmatobiini en general y del clado T-B en particular es que cada especie poseería su propio cariotipo y que sus diferencias interespecíficas parecen ser en gran medida debidas a mecanismos de adición-pérdida de segmentos cromosómicos conteniendo heterocromatina constitutiva (bandas C+). Otras se deberían a una redistribución de tales segmentos debida a inversiones peri y paracéntricas. Por ejemplo, una translocación recíproca ancestral entre los cromosomas del tipo 1 y 7 de *Telmatobius* parece explicar mejor las diferencias más notables entre los cariotipos del clado T-B y los de su grupo hermano *Alsodes* (Fig. 8); igualmente, las RONs en el brazo corto del par 6 y de tamaño



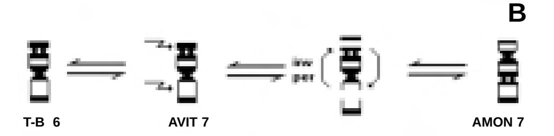


FIGURA 8. Propuesta sobre los mecanismos básicos que explicarían los cambios cromosómicos más notables que existen entre el clado T-B y su grupo hermano *Alsodes*. (A) Una translocación recíproca en el ancestro produciría los morfos cromosómicos de los pares actuales 1 y 7 de T-B y 1 y 6 de *Alsodes*. (B) una inversión pericéntrica en un ancestro bastaría para producir los morfos cromosómicos de los pares actuales 6 del clado T-B, y 7 de *Alsodes* aff. *vittatus* y *A. montanus* (modificado de CÓRDOVA *et al.*, 1987).

FIGURE 8. Hypothesis regarding the basic mechanisms that would explain the main chromosomal changes between the clade T-B and its sister group *Alsodes*. (A) A reciprocal translocation in the ancestor would produce the chromosomal morphs of the current pairs 1 and 7 of T-B and 1 and 6 of *Alsodes*. (B) A pericentric inversion in an ancestor would suffice to produce the chromosomal morphs of the current pair 6 of clade T-B and 7 of *Alsodes* aff. *vittatus* and *A. montanus* (re-drawn from CÓRDOVA *et al.*, 1987).

mediano parecerían ser una apomorfía de *Telmatobius*, pero el par 7 de *Alsodes* aff. *vittatus,* que sería su equivalente, lo priva de tal condición. La dirección evolutiva de los cambios cromosómico-cariotípicos, sólo tendrá sentido cuando la preceda y le dé sustento un análisis filogenético formal. Afirmaciones, por ejemplo, sobre el carácter ancestral de un cariotipo porque presente más o menos cromosomas telocéntricos, pueden ser una especulación muy superficial sin tal análisis. Por ejemplo, FORMAS (1992) califica como primitiva (plesiomórfica) la presencia de telocéntricos en las especies del género *Eupsophus*, en tanto que en *Alsodes barrioi* la considera apomórfica (CUEVAS & FORMAS, 2003). En ambos trabajos no se hizo ningún

análisis filogenético formal previo y nuestros resultados (Fig. 6), por el momento, no apoyan la condición derivada de los telocéntricos de *A. barrioi*.

Para resolver éste y otras interrogantes habrá que incorporar en los análisis el mayor número posible de cariotipos bandeados de las especies de telmatobinos y quizá algunos más de leptodactilinos. De nuestros resultados se deprende otra interrogante: la ubicación real del género *Pleurodema* a nivel de subfamilia. Según nuestros resultados debería ser incluido en Telmatobiinae, pero habrá que esperar a obtener información sobre las demás especies del género. Su representante en nuestro estudio, *P. thaul*, que forma clado con las especies de *Eupsophus* y *Alsodes barrioi*, plantea cuestiones definitivamente provocadoras. Ir hacia una filogenia de las dos subfamilias basada en la "evidencia total" (considerando todos los datos de todos los autores) inspirados en la idea de CARNAP (1950) y mejorada por DE QUEIROZ (1993), debería ser una próxima meta a alcanzar.

Agradecimientos

Los autores desean expresar su reconocimiento al Dr. Esteban O. Lavilla, por la feliz iniciativa de haber propiciado un simposio dedicado a *Telmatobius* durante el VI Congreso Latinoamericano de Herpetología, por habernos estimulado a la culminación del estudio y por su paciencia en lo referente a la puesta a punto del manuscrito. También agradecen a los Drs. U. Sinsch, A. Veloso, H. de Macedo y G. Lamas, así como a los revisores anónimos, sus comentarios y críticas precisas y agudas. Estamos agradecidos al Dr. J. Zapata y a la International Atomic Energy Agency (IAEA) por el equipo de microscopía brindado, así como a V.R. Morales, G. Ybazeta y M.R. Valderrama por su ayuda en el suministro y procesamiento de los ejemplares. Agradecemos además a V.R. Morales por su valiosa ayuda en las identificaciones específicas.

REFERENCIAS

ALLARD, M.W., KEARNEY, M., KIVIMAKI, K.L., MEISNER, A.D. & STRONG, E.E. (1999): The random cladist: a review of the software package Random Cladistics. *Cladistics*, 15: 183-189.

AVISE, J.C. (1980): Diferenciación genética durante la especiación. Pp. 110-127, *in*: Ayala, F.J. (ed.), *Evolución Molecular.* Omega, Barcelona.

AVISE, J.C. (2000): *Phylogeography: The History and Formation of Species.* Harvard University Press, Cambridge, MA.

BARRIO, A. & RINALDI, P. (1971): Contribución al esclarecimiento de la posición taxofilética de algunos batracios patagónicos de la familia Leptodactylidae mediante el análisis cariotípico. *Physis*, 30: 673-685.

BAVERSTOCK, P.R., ADAMS, M., MAXSON, L.R. & YOSIDA, T.H. (1983): Genetic differentiation among karyotypic forms of the black rat *Rattus rattus*. *Genetics*, 105: 969-983.

BAVERSTOCK, P.R., ADAMS, M. & WATTS, C.H.S. (1986): Biochemical differentiation among karyotypic forms of Australian *Rattus*. *Genetica*, 71: 11-22.

BENAVIDES, E., ORTIZ, J.C. & SITES, J.W. (2002): Species boundaries among the *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) of the Lake Titicaca Basin: allozyme and morphological evidence. *Herpetologica*, 58: 31-55.

BOGART, J.P. (1970): Systematic problems in the amphibian family Leptodactylidae

(Anura) as indicated by karyotypic analysis. *Cytogenetics*, 9: 369-383.

BOROWIK, O.A. (1995): Coding chromosomal data for phylogenetic analysis: phylogenetic resolution of the *Pan-Homo-Gorilla* trychotomy. *Systematic Biology*, 44: 563-570.

BURTON, T.C. (1998): Pointing the way: the distribution and evolution of some characteres of the finger muscles of frogs. *American Museum Novitates*, 3229: 1-13.

CAPANNA, E., CIVITELLI, M.V. & CRISTALDI, M. (1977): Chromosomal rearrangement, reproductive isolation and speciation in mammals: the case of *Mus musculus. Bulletin of Zoology*, 44: 213-246.

CARNAP, R. (1950): *Logical Foundations of Probability.* University of Chicago Press, Chicago.

CEI, J.M. (1986): Speciation and adaptative radiation in Andean *Telmatobius* frogs. Pp. 374-386, *in*: Vuilleumier, F. & Monasterio, M. (eds.), *High Altitude Tropical Geography*. Oxford University Press, New York.

CÓRDOVA, J.H. (1993): *Estudios Cariotípicos y Problemas Taxonómicos en el Grupo de Bufo spinulosus (Amphibia: Anura) de Perú.* Tesis Título Profesional de Biólogo, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima.

CÓRDOVA, J.H. (1999a): Ecogenética o una disciplina de alta resolución para la evaluación de la contaminación ambiental. *Biología, Boletín de la Facultad de Ciencias Biológicas-Universidad Nacional Mayor de San Marcos,* 27: 2.

CÓRDOVA, J.H. (1999b): On karyomorphs, cladistics and taxonomic status of the *Bufo spinulosus* species group (Amphibia: Anura) in Peru. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. A, (Biol.)*, 600: 1-28.

CÓRDOVA, J.H. & LAMAS, G. (1997): Citogenética, filogenia, clasificaciones naturales y evolución de las especies. *Alma Mater Universidad Nacional Mayor de San Marcos*, 13/14: 95-111.

CÓRDOVA, J.H., DESCAILLEAUX, J. & MANYA, W. (1987): Descripción del cariotipo de *Telmatobius arequipensis* (Anura: Leptodactylidae) y relaciones citogenéticas con otras especies del género. *Revista Latinoamericana de Genética*, 1: 44-53.

COTHRAN, G. & SMITH, M.H. (1983): Chromosomal and genic divergence in mammals. *Systematic Zoology*, 71: 273-281.

CUEVAS, C.C. & FORMAS, J.R. (2003): Cytogenetic analysis of four species of the genus *Alsodes* (Anura: Leptodactylidae) with comments about the karyological evolution of the genus. *Hereditas*, 138: 138-147.

DE QUEIROZ, A. (1993): For consensus (sometimes). *Systematic Biology*, 42: 368-372.

DÍAZ, N.P. & VELOSO, A. (1979): Sistemática y evolución de los anfibios de Chile. *Archivos Chilenos de Biología y Medicina Experimental*, 12: 59-70.

DOBZHANSKY, T. (1951): *Genetics and the Origin of Species.* Columbia University Press, New York.

DUELLMAN, W.E. (1979): The herpetofauna of the Andes: patterns of distribution, origin, differentiation and present communities. Pp. 371-459, *in*: Duellman, W.E. (ed.), *The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution and Dispersal.* Museum of Natural History, University of Kansas, Lawrence, Kansas.

DUELLMAN, W.E. & VELOSO, A. (1977): Phylogeny of *Pleurodema* (Anura: Leptodactylidae): a biogeographic model. *Occasional Papers of the Museum of*

Natural History, University of Kansas, 64: 1-46.

FARRIS, J.S. (1988): *Hennig 86 Manual Reference. Documentation for Version 1.5*. Port Jefferson Station, New York.

FORMAS, J.R. (1980): The chromosomes of *E. calcaratus* and the karyological evolution of the genus *Eupsophus* (Anura: Leptodactylidae). *Experientia*, 36: 1163-1164.

FORMAS, J.R. (1991): The karyotypes of the Chilean frogs *Eupsophus emiliopugini* and *E. vertebralis* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 104: 7-11.

FORMAS, J.R. (1992): El cariotipo de la rana chilena *Eupsophus contulmoensis* (Anura: Leptodactylidae), con comentarios sobre la evolución cariológica del género *Eupsophus*. *Boletín de la Sociedad Biológica de Concepción, Chile*, 63: 77-82.

FORMAS, J.R., ÚBEDA, C., CUEVAS, C. & NÚÑEZ, J. (1997): *Alsodes australis*, a new species of Leptodactylid frog from the temperate *Nothofagus* forest of southern Chile and Argentina. *Studies in Neotropical Fauna and Environment*, 32: 200-211.

FROST, D.R. (1985): *Amphibian Species of the World. A Taxonomic and Geographical Reference.* Allen Press and Association of Systematics Collections, Lawrence, Kansas, USA.

GREEN, D.M. (1986): Systematics and evolution of western North American frogs allied to *Rana aurora* and *Rana boylii*: karyological evidence. *Systematic Zoology*, 35: 273-282.

GREEN, D.M. & SESSIONS, S.K. (1991): Nomenclature for chromosomes. Pp. 431-432, *in:* Green, D.M. & Sessions, S.K. (eds.), *Amphibian Cytogenetics and Evolution.* Academic Press, New York.

HENNIG, W. (1968): *Elementos de una Sistemática Filogenética.* EUDEBA, Buenos Aires.

HEYER, W.R. (1975): A preliminary analysis of the intergeneric relationships of the frog family Leptodactylidae. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 199: 1-55.

HILLIS, D.M. (1991): The phylogeny of amphibians: current knowledge and the role of cytogenetics. Pp. 7-31, *in:* Green, D.M. & Sessions, S.K. (eds.), *Amphibian Cytogenetics and Evolution*. Academic Press, London.

HILLIS, D.M. & DAVIS, S.K. (1986): Evolution of ribosomal DNA: fifty million years of recorded history in the frog genus *Rana*. *Evolution*, 40: 1275-1288.

HSU, T.C. (1952): Chromosomal variation and evolution in the *virilis* group of *Drosophila*. *University of Texas Publications*, 5204: 35-72.

HUELSENBECK, J.P. (1991): Tree-length distribution skewness: an indicator of phylogenetic information. *Systematic Zoology*, 40: 257-270

ITURRA, P. & VELOSO, A. (1989): Further evidence for early sex chromosome differentiation of anuran species. *Genetica*, 78: 25-31.

KODAMA, Y., YOSHIDA, M. & SASAKI, M. (1980): An improved silver staining technique for nucleolus organizer regions by using nylon cloth. *Japanese Journal of Human Genetics*, 25: 229-233.

LANYON, S.M. (1985): Detecting internal inconsistencies in distance data. *Systematic Zoology*, 34: 397-403.

LAURENT, R.F. (1983): Heterogeneidad del género *Batrachophrynus* Peters (Leptodactylidae). *Acta Zoologica Lilloana*, 37: 107-112 .

LAVENU, A. (1991): Formación geológica y evolución. Pp. 19-27, *in*: Dejuox, C. & Iltis, A. (eds.), *El Lago Titicaca. Síntesis*

del Conocimiento Limnológico Actual (ORSTOM-HISBOL). La Paz, Bolivia.

LAVILLA, E.O. (1985): Diagnosis genérica y agrupación de las especies de *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) en base a caracteres larvales. *Physis (Buenos Aires), Sección B*, 43: 63-67.

LAVILLA, E.O. & SCROCCHI, G.J. (1986): Morfometría larval de los géneros de Telmatobiinae (Anura: Leptodactylidae) de Argentina y Chile. *Physis (Buenos Aires), Sección B*, 44: 39-43.

LEHR, E. (2002): *Amphibien und Reptilien in Peru. Die Herpetofauna entlang des 10. Breitengrades von Peru: Arterfassung, Taxonomie, ökologische Bemerkungen und biogeographische Beziehungen.* Natur und Tier Verlag (NTV Wissenschaft), Münster.

LEVAN, A., FREDGA, K. & SANDBERG, A.A. (1964): Nomenclature for centromeric positions on chromosomes. *Hereditas*, 52: 201-220.

LEWONTIN, R.C. (1979): *La Base Genética de la Evolución.* Omega, Barcelona.

LYNCH, J.D. (1978): A re-assesment of the telmatobiine leptodactylid frogs of Patagonia. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 72: 1-57.

LYNCH, J.D. (1986): Origins of the high Andean herpetological fauna. Pp. 478-499, *in*: Vuilleumier, F. & Monasterio, M. (eds.), *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press.

MACEDO, H. DE (1960): Vergelichende untersunchungen an arten der gattung *Telmatobius* (Amphibia: Anura). *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie*, 163: 355-396.

MAXSON, L.R. & HEYER, W.R. (1982): Leptodactylid frogs and the Brasilian shield: an old and continuing adaptive relationship. *Biotropica*, 14: 10-15.

MORESCALCHI, A. (1973): Amphibia. Pp. 233-348, *in*: Chiarelli, A.B. & Capanna, E. (eds.), *Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution.* Academic Press, London.

NEVO, E. & SHAW, C.R. (1972): Genetic variation in a subterranean mammal *Spalax ehrenbergi. Biochemical Genetics*, 7: 235-241.

NEVO, E., YUNG, J.K. SHAW, C.R. & THAELER, C.S. (1974): Genetic variation, selection and speciation in *Thomomys talpoides* pocket gophers. *Evolution*, 28: 1-23.

NEVO, E., BEN-SHLOMO, R., BEILES, A., JARVIS, J.U. & HICKMAN, G.C. (1987): Allozyme differentiation and systematics of the endemic subterranean mole rats of South Africa. *Biochemical Systematics and Ecology*, 13: 489-502.

NIXON, K.C. & CARPENTER, J.M. (1993): On outgroups. *Cladistics*, 9: 413-426.

PATTON, J.L. & SHERWOOD, S.W. (1982): Genome evolution in pocket gophers (genus *Thomomys*). I. Heterocromatin variation and speciation potential. *Chromosoma (Berlin)*, 85: 149-162.

PETERS, W. (1873): Über neue oder weniger bekannte Gattungen und Arten von Batrachiern. *Monatsbericht der königlich preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 1873: 411-418.

POUGH, F.H., ANDREWS, R.M., CADLE, J.E., CRUMP, M.L., SAVITZKY, A.H. & WELLS, K.D. (2001): *Herpetology*. Prentice Hall, New Jersey, USA.

RAMOS, T.C. (1997): *Tree Gardener Manual, version 2.2*. Museo de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.

REIG, O.A. & USECHE, M. (1976): Diversidad cariotípica y sistemática en poblaciones venezolanas de *Proechimys* (Rodentia: Echimydae), con datos adicionales sobre poblaciones de Perú y Colombia. *Acta Científica Venezolana*, 27: 132-140.

Reig, O.A., Aguilera, M., Barros, M.A. & Useche, M. (1980): Chromosomal speciation in a rassenkreis of Venezuelan spiny rats (genus *Proechimys*, Rodentia, Echimydae). *Genetica*, 52/53: 291-312.

Rieseberg, L.H. (2001): Chromosomal rearrangements and speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 351-358.

Siddal, M.E. (1995): *Random Cladistics, Version 4.0 Program and Documentation*. University of Toronto, Toronto, Canada.

Siddal, M.E. & Strong, E.E. (1995): *"TEASE", Version 1.0 Program and Documentation*. University of Toronto, Toronto, Canada.

Sinsch, U. & Juraske, N. (1995): Reassesment of central Peruvian Telmatobiinae (genera *Batrachophrynus* and *Telmatobius*). II. Allozymes and phylogenetic relationships. *Alytes,* 13: 52-66.

Sinsch, U., Salas, A.W. & Canales, V. (1995): Reassesment of central Peruvian Telmatobiinae (genera *Batrachophrynus* and *Telmatobius*). I. Morphometry and classification. *Alytes*, 13: 14-44.

Sumner, A.T. (1972): A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin. *Experimental Cell Research*, 75: 304-306.

Thaeler, C.R. (1972): Taxonomic status of the pocket gophers, *Thomomys idahoensis* and *T. pygmaeus* (Rodentia, Geomyidae). *Journal of Mammalogy*, 53: 417-428.

Trickett, A.J. & Butlin, R.K. (1994): Recombination suppressors and the evolution of new species. *Heredity*, 73: 339-345.

Vellard, J. (1951): Estudios sobre batracios andinos. I. El grupo *Telmatobius* y formas afines. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"*, 1: 1-89.

Vellard, J. (1953): Estudios sobre batracios andinos. II. El grupo *marmoratus* y formas afines. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"*, 2: 1-53.

Vellard, J. (1955): Estudios sobre batracios andinos. III. Los *Telmatobius* del grupo *jelskii*. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"*, 4: 1-28.

Veloso, A. (1977): Cytogenetic and cytotaxonomic evidences of Chilean amphibians. Pp. 188-197, *in*: Drets, M.E., Brum-Zorrilla, N. & Folle, G.A. (eds.), *Joint Seminar and Workshop: Aspects of Chromosome Organization and Function.* III Latin American Congress of Genetics, Montevideo.

Veloso, A. & Iturra, P. (1987): Chromosome location of active ribosomal genes in *Pleurodema thaul* (Amphibia: Leptodactylidae). C-banding and polymorphism of the nucleolar organizer region. *Caryologia*, 40: 359-368.

Veloso, A., Díaz, N., Iturra, P. & Penna, M. (1981): Descripción de una nueva especie de Telmatobino del género *Alsodes* (Amphibia-Leptodactylidae) de la Cordillera de Nahuelbuta (Sur de Chile). *Medio Ambiente,* 51-52: 72-77.

Villwock, W. (1983): The genus *Orestias* (Pisces: Ciprinodontidae) and the phenomenon of its speciation in the Altiplano of Peru and Bolivia. Pp. 67-74, *in*: Aguilar, P. (ed.), *Informe Final, IX Congreso Latinoamericano de Zoología*, Arequipa-Perú.

Wallace, D.G., King, M.C. & Wilson, A.C. (1973): Albumin differences among ranid frogs: taxonomic and phylogenetic implications. *Systematic Zoology*, 22: 1-13.

White, M.J.D. (1973): *Animal Cytology and Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.

White, M.J.D. (1978): *Modes of Speciation*. W.H. Freeman, San Francisco.

Wiens, J.J. (1993): Systematics of the leptodactylid frog genus *Telmatobius* in

the Andes of northern Peru. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 162: 1-76.

WILSON, A.C., SARICH, V.L. & MAXSON, L.R. (1974): The importance of gene rearrangement in evolution: evidence from studies on rates of chromosomal, protein, and anatomical evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 71: 3028-3030.

YOON, J.S. (1989): Genome evolution and speciation in Hawaiian *Drosophila*. *Evolutionary Biology*, 3: 347-367.

YOSIDA, T.H. (1981): Population cytogenetics of the black rat, *Rattus rattus*. Pp. 96-117, *in*: Altukhov, Y.P. (ed.), *Proceedings of the XIV International Congress of Genetics: Problems in General Genetics, Book 1, Volume III*. MIR Publishers, Moscow.

APÉNDICE I.

Relación de sinapomorfías. Los nodos corresponden a los que se encuentran en el cladograma (Fig. 6). El primer número dentro del paréntesis indica el carácter, separado por un guión de otro número que precisa su estado, y el tercero es el valor del índice de consistencia del carácter. Detrás del paréntesis se señala la dirección del cambio.

APPENDIX I.

List of synapomorphies. The nodes correspond to those shown in the cladograma (Fig. 6). The first number given between parentheses indicates the character, separated by a dash from another number that specifies its state, and the third is the value of consistency index of the character. The direction of the state change is indicated after the parentheses.

Nodo 48
(5-1; 0.42) 0 → 1
(27-1; 1.00) 0 → 1
(28-1; 0.66) 0 → 1

Nodo 47
(2-1; 0.33) 0 → 1
(16-1; 0.85) 0 → 1
(22-1; 0.40) 0 → 1

Nodo 46
(1-2; 0.33) 1 → 2
(22-2; 0.40) 1 → 2

Nodo 45
(21-1; 0.50) 0 → 1
(26-1; 1.00) 0 → 1

Nodo 44
(11-3; 0.36) 1 → 3
(15-0; 0.60) 1 → 0
(17-1; 0.33) 0 → 1
(30-0; 0.75) 1 → 0
(33-1; 0.50) 0 → 1

Nodo 43
(3-1; 0.33) 0 → 1
(16-3; 0.85) 1 → 3
(22-4; 0.40) 2 → 4
(29-0; 0.25) 1 → 0

Nodo 42
(14-2; 0.66) 0 → 2
(30-2; 0.75) 1 → 2

Nodo 41
(6-1; 0.25) 0 → 1

Nodo 40
(4-1; 0.33) 0 → 1
(6-1; 0.25) 0 → 1
(9-1; 0.20) 0 → 1
(10-1; 0.25) 0 → 1

Nodo 39
(20-0; 0.33) 1 → 0
(30-2; 0.75) 1 → 2
(32-3; 0.66) 4 → 3

Nodo 38
(1-1; 0.33) 2 → 1
(4-2; 0.33) 0 → 2
(33-2; 0.50) 1 → 2

Nodo 37
(3-1; 0.33) 0 → 1
(22-3; 0.40) 2 → 3

Nodo 36
(7-1; 0.33) 0 → 1
(13-1; 0.25) 0 → 1

Nodo 35
(15-2; 0.60) 1 → 2
(19-0; 0.50) 1 → 0
(24-0; 1.00) 1 → 0
(28-2; 0.66) 1 → 2
(32-1; 0.66) 3 → 1

Nodo 34
(9-1; 0.20) 0 → 1

Nodo 33
(8-1; 0.50) 0 → 1

Nodo 32
(15-3; 0.60) 2 → 3
(21-0; 0.50) 1 → 0

Nodo 31
(12-1; 0.50) 0 → 1
(17-0; 0.33) 1 → 0

Nodo 30
(1-0; 0.33) 2 → 0

Nodo 29
(5-2; 0.42) 1 → 2

Nodo 28
(18-0; 0.50) 1 → 0

Nodo 27
(11-0; 0.36) 1 → 0
(22-0; 0.40) 1 → 0
(23-0; 1.00) 1 → 0
(25-1; 1.00) 0 → 1
(29-0; 0.25) 1 → 0
(31-1; 1.00) 0 → 1

Nodo 26
(8-3; 0.50) 1 → 3
(29-1; 0.25) 0 → 1

Monogr. Herpetol. (2005) 7:219-238

Contribución de la morfología bucofaríngea larval a la filogenia de *Batrachophrynus* y *Telmatobius*

César Aguilar & Víctor Pacheco

Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Av. Arenales 1256, Jesús María, Apartado 14-0434, Lima 14, Perú (e-mail: aguilarpuntriano@yahoo.es)

Resumen: *Batrachophrynus* es considerado un género endémico de Perú, sin embargo la monofilia de este grupo no ha sido formalmente demostrada. Para evaluar la monofilia de *Batrachophrynus* se efectuó un análisis filogenético utilizando 22 caracteres bucofaríngeos larvales que incluyó, en el grupo interno, a las dos especies conocidas de *Batrachophrynus*, siete del género *Telmatobius*, *Alsodes* sp. y *Caudiverbera caudiverbera*. El grupo externo estuvo formado por *Leptodactylus* sp., *Bufo limensis* y *Rana palmipes*. Un árbol de consenso estricto mostró a *Alsodes* sp. como grupo hermano de un clado formado por *Batrachophrynus* y *Telmatobius*. *B. macrostomus* se encontró en la base de este clado. Este análisis no apoya la monofilia de *Batrachophrynus* debido a que *B. brachydactylus* está más estrechamente relacionado con las especies de *Telmatobius* que con *B. macrostomus*. El clado *B. brachydactylus*-*Telmatobius* presenta valores de soporte del remuestreo simétrico y Bremer relativo de 40 y 50 respectivamente. Se contrastaron las hipótesis filogenéticas y biogeográficas de *Batrachophrynus* y *Telmatobius* con las propuestas para otros Telmatobiinae. La evidencia bucofaríngea larval sugiere que *B. brachydactylus* debe ser incluido en el género *Telmatobius*.

Palabras clave: *Batrachophrynus*, biogeografía, filogenia, larvas.

Abstract: Contribution of buccopharyngeal larval morphology to the phylogeny of *Batrachophrynus* and *Telmatobius*. – *Batrachophrynus* is considered an endemic genus from Peru; however, the monophyly of this group has not been tested formally. To evaluate the monophyly of *Batrachophrynus*, we performed a phylogenetic analysis using 22 buccopharyngeal larval characters which included, in the ingroup, the two recognized species of *Batrachophrynus*, seven of the genus *Telmatobius*, *Alsodes* sp., and *Caudiverbera caudiverbera*. The outgroup was comprised by *Leptodactylus* sp., *Bufo limensis* and *Rana palmipes*. A strict consensus tree showed *Alsodes* sp. as a sister group of a clade formed by *Batrachophrynus* and *Telmatobius*. This clade showed *B. macrostomus* as basal to the other species of *Telmatobius* and *B. brachydactylus*. The two species of *Batrachophrynus* do not form a monophyletic group, *B. brachydactylus* being more related to the other species of *Telmatobius* than to *B. macrostomus*. The *B. brachydactylus*-*Telmatobius* clade showed 40 and 50 symetric resampling and relative Bremer support values, respectively. Phylogenetic and biogeographical hypotheses for *Batrachophrynus* and *Telmatobius* are contrasted with those proposed for other Telmatobiinae. Larval buccopharyngeal evidence suggests that *B. brachydactylus* should be included in the genus *Telmatobius*.

Key words: *Batrachophrynus*, biogeography, phylogeny, larvae.

Introducción

La familia Leptodactylidae se considera compuesta por cinco subfamilias (Ceratophryinae, Cycloramphinae, Eleutherodactylinae, Leptodactylinae y Telmatobiinae) (Lynch, 1971; Frost, 2002). La subfamilia Telmatobiinae incluye los géneros *Alsodes*, *Atelognathus*, *Batrachyla*, *Batrachophrynus*, *Caudiverbera*, *Eupsophus*, *Hylorina*, *Insuetophrynus*,

Somuncuria, *Telmatobius* y *Telmatobufo* (LYNCH, 1978; FROST, 2002). De éstos, *Batrachophrynus* Peters, 1863 y *Telmatobius* Wiegmann, 1834 son los únicos presentes en Perú (FROST, 2002).

Batrachophrynus incluye dos especies (*B. macrostomus* y *B. brachydactylus*) y ambas sólo se encuentran en Perú, mientras que *Telmatobius* comprende 47 especies de Ecuador, Perú, Bolivia, Chile y Argentina, siendo 22 las especies registradas en Perú (MORALES, 1995; FROST, 2002; LEHR, 2005). Tanto las especies peruanas de *Telmatobius* como las de *Batrachophrynus* son de hábitos acuáticos y semiacuáticos en lagos y riachuelos altoandinos. El que ambos géneros tengan especies que vivan (sin ser sintópicos) en un mismo tipo de hábitat habría originado caracteres convergentes que han dificultado su taxonomía (SINSCH *et al.*, 1995). Incluso desde los trabajos pioneros de VELLARD (1951) sobre los *Telmatobius* de Perú, los límites genéricos no estaban claros. Así, VELLARD (1951) mencionó que *T. intermedius* presenta dientes vomerianos y la maxila sin dientes, distinguiendo a *Batrachophrynus* de *Telmatobius* por la adhesión total de la lengua y la ausencia de dientes vomerianos. LYNCH (1971) encuentra que en algunas especies de *Telmatobius* los dientes vomerianos y/o maxilares están ausentes. LAURENT (1983) a partir de una revisión de datos morfométricos de *B. brachydactylus* y *B. macrostomus* crea al género *Lynchophrys* con *B. brachydactylus*. Por otro lado, MORALES (1988) sugiere que *T. carrillae* podría ser una especie intermedia entre *Batrachophrynus* y *Telmatobius*, mencionando la ausencia, en *T. carrillae*, de dientes vomerianos y maxilares, y la presencia de una lengua casi totalmente adherida. Posteriormente, SINSCH *et al*. (1995) mediante un análisis multivariado de datos morfométricos devolvió a *Lynchophrys brachydactyla* al género *Batrachophrynus*. Desde entonces, *Batrachophrynus* y *Telmatobius* se han reconocido como géneros diferentes y la monofilia de *Batrachophrynus* ha sido asumida, pero nunca rigurosamente demostrada.

Algunas hipótesis sobre la posición y las relaciones filogéneticas de *Batrachophrynus* se basaron en caracteres osteológicos, moleculares, y de los músculos de los dedos (LYNCH, 1978; SINSCH & JURASKE, 1995; BURTON, 1998). Sin embargo, a excepción de trabajos comparativos de la anatomía externa y de la cavidad bucal, no se han utilizado caracteres larvales en un análisis filogenético (LAVILLA, 1988; WASSERSUG & HEYER, 1988; AGUILAR, 2003). El presente trabajo tiene como objetivos: 1) describir por primera vez los caracteres larvales bucofaríngeos de *Batrachophrynus* y cinco especies de *Telmatobius*, y 2) evaluar la monofilia de *Batrachophrynus* y sus relaciones con *Telmatobius* y otros Telmatobiinae basados en la morfología bucofaríngea larval.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se utilizaron 31 especímenes que pertenecen al Departamento de Herpetología del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú (Apéndice I). Los caracteres bucofaríngeos fueron evaluados en larvas entre los estadios 35 a 39 de la tabla de GOSNER (1960) siguiendo los métodos de estudio propuestos por WASSERSUG (1976). Todas las disecciones, observaciones y mediciones se hicieron con ayuda de un microscopio estereoscópico con cámara lúcida. Los especímenes fueron fotografiados usando una cámara digital SONY Cyber-shot. Para la descripción de los caracteres bucofaríngeos se siguió la terminología de WASSERSUG (1976) (Figs. 1, 2).

La polaridad de los estados de carácter se determinó por el método del grupo externo. *Rana palmipes* Spix, 1824 (Ranidae) fue uti-

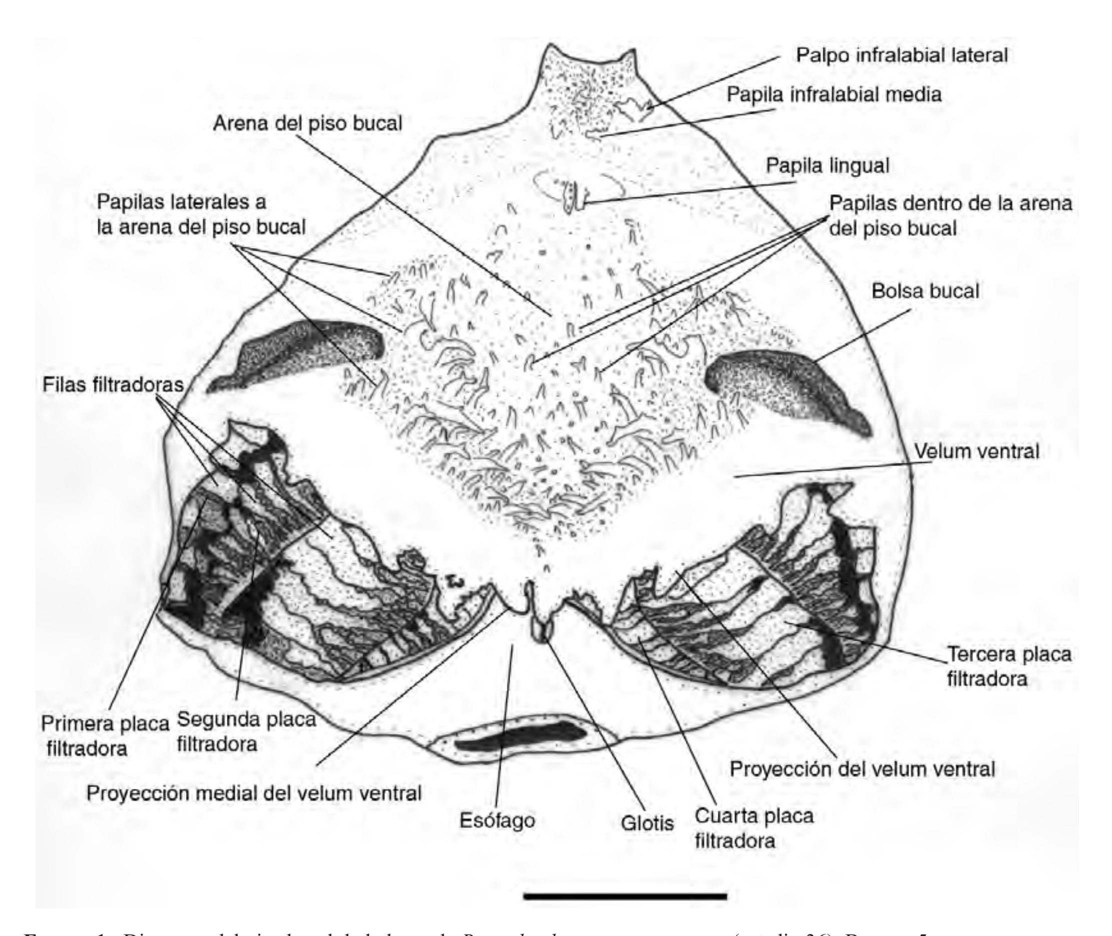


FIGURA 1. Diagrama del piso bucal de la larva de *Batrachophrynus macrostomus* (estadio 36). Barra = 5 mm.
FIGURE 1. Diagram of the floor of the oral cavity of the tadpole of *Batrachophrynus macrostomus* (stage 36). Bar = 5 mm.

lizado para polarizar los caracteres y enraizar los cladogramas resultantes. Como se desconocen las relaciones entre los miembros de Telmatobiinae con otros miembros de leptodactílidos y neobatracios (DUELLMAN & TRUEB, 1986; FORD & CANNATELLA, 1993; HAY *et al.*, 1995; RUVINSKY & MAXSON, 1996) se incluyó también en el grupo externo a *Bufo limensis* Werner, 1901 (Bufonidae) y *Leptodactylus* sp. (Leptodactylidae, Leptodactylinae). La elección del grupo externo es consistente con la filogenia propuesta por HAAS (2003). Aunque este autor no incluye en su análisis a ningún Telmatobiinae o Telmatobiini, demuestra la parafilia de Leptodactylidae y sugiere que los miembros de Ranidae y Bufonidae están separados entre sí y con los diferentes miembros comúnmente asignados a Leptodactylidae.

El grupo interno lo forman las dos especies conocidas del género *Batrachophrynus*: *B. brachydactylus* Peters, 1873 y *B. macrostomus* Peters, 1873, y siete especies del género *Telmatobius* de las 47 actualmente reconocidas (FROST, 2002): *Telmatobius arequipensis* Vellard, 1955, *T. brevipes* Vellard, 1951, *T. carrillae* Morales, 1988, *T. culeus* (Garman, 1875), *T. jelskii* (Peters, 1873),

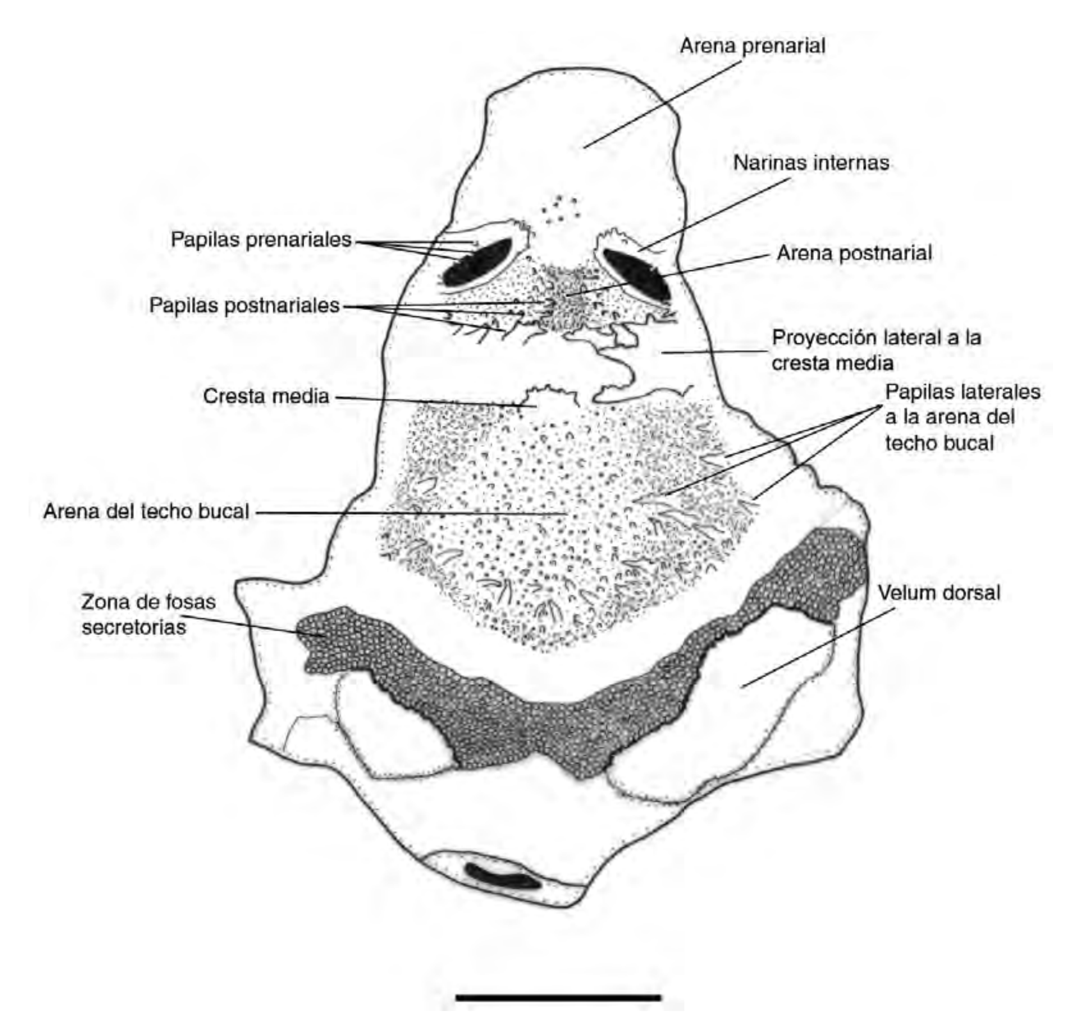


FIGURA 2. Diagrama del techo bucal de la larva de *Batrachophrynus macrostomus* (estadio 36). Barra = 5 mm.
FIGURE 2. Diagram of the roof of the oral cavity of the tadpole of *Batrachophrynus macrostomus* (stage 36). Bar = 5 mm.

T. marmoratus (Duméril and Bibron, 1841) y *T. rimac* Schmidt, 1954. En este trabajo se sigue a SINSCH *et al*. (1995) que reconoce a *B. brachydactylus* como especie de *Batrachophrynus*, y a BENAVIDES *et al*. (2002) al considerar a *T. albiventris* como sinónimo de *T. culeus*. Se incluye a *Caudiverbera caudiverbera* (Leptodactylidae, Telmatobiinae) dentro del grupo interno porque BURTON (1998) propusó incluir a los géneros *Batrachophrynus*, *Caudiverbera* y *Telmatobufo* en Calyptocephalellini lo cual implicaba que *Caudiverbera* y *Batrachophrynus* estarían más estrechamente relacionados entre sí que con *Telmatobius*. Igualmente se incluyó en el grupo interno a *Alsodes* sp. (Leptodactylidae, Telmatobiinae) debido a que LYNCH (1978), LAVILLA (1985) y WIENS (1993) sugieren que este género es el posible grupo hermano de *Telmatobius*,

sin relacionarlo estrechamente con *Batrachophrynus*.

La descripción y análisis de los caracteres no asume una dirección evolutiva en los cambios de estado. Todos los caracteres son no aditivos (excepto el carácter 19) y con el mismo peso. En la Tabla 1 se presenta la matriz de caracteres con sus taxones. Los estados de carácter inaplicables y perdidos se codificaron con "–" y "?" respectivamente. Los caracteres polimórficos se codificaron con los estados correspondientes al taxon respectivo y encerrados entre corchetes.

El análisis filogenético, optimización de los estados de carácter, cladogramas y valores de soporte de los clados se obtuvieron con TNT 1.0 (GOLOBOFF *et al*., 2003a). Los métodos de enumeración implícita y búsqueda tradicional en TNT fueron usados para identificar todos los posibles árboles parsimoniosos con sus longitudes. En el método de búsqueda tradicional, los árboles de menor longitud fueron encontrados por el algoritmo de Wagner con 10 replicaciones (10 secuencias de adición al azar), sometidos luego al algoritmo de permutación de ramas ("branch swapping") TBR ("tree bisection reconnection") y guardando como máximo 10 árboles por replicación. La búsqueda de los árboles se hizo colapsando todos los nodos cuya longitud mínima es cero y sólo se consideraron las sinapomorfías compartidas por todos los árboles.

Para medir el soporte de los clados resultantes, la matriz fue sometida al remuestreo simétrico (GOLOBOFF *et al*., 2003b) con 1000 réplicas y analizada mediante búsqueda tradicional. Los valores del remuestreo simétrico que se muestran son la diferencia entre la frecuencia de un grupo presente y la frecuencia del grupo que más lo contradice (valores GC) (GOLOBOFF *et al*., 2003b). Los valores GC varían entre –1 y 1 indicando, respectivamente, máxima contradicción y máximo soporte. Además, se calcularon los valores relativos del soporte de Bremer (GOLOBOFF & FARRIS, 2001). Estos valores se obtuvieron a partir de los árboles obtenidos mediante el método de búsqueda tradicional y árboles subóptimos de hasta cinco pasos extra. Los valores relativos del soporte de Bremer muestran la proporción de evidencia favorable y contradictoria para un grupo (GOLOBOFF & FARRIS, 2001). Estos valores varían entre 0 (el grupo no tiene soporte alguno) y 1 (el grupo está completamente apoyado). Tanto los valores del remuestreo simétrico como los del Bremer relativo se muestran en porcentajes. Debido a que resultaron varios árboles en el análisis, se construyó un árbol de consenso de Nelsen.

Descripción y análisis de los caracteres

Carácter 1. – Procesos laterales en área infralabial: [0] con palpos; [1] con papilas. En el área infralabial (entre el pico inferior y las papilas linguales) de *Rana palmipes*, *Bufo limensis*, *Leptodactylus* sp., *Batrachophrynus* y *Telmatobius* se encuentran proyecciones laterales en forma de palpos (Fig. 3), y en *Caudiverbera caudiverbera* y *Alsodes* sp. en forma de papilas (Fig. 4).

Carácter 2. – Número de papilas linguales: [0] 1-3 papilas; [1] cuatro o más papilas. *Rana palmipes, Leptodactylus* sp., *Batrachophrynus* y *Telmatobius* presentan de 1 a 3 papilas linguales (Fig. 3). *Bufo limensis, Caudiverbera caudiverbera* y *Alsodes* sp. presentan cuatro o más papilas linguales (Fig. 4).

Carácter 3. – Papilas alrededor de la arena del piso bucal: [0] las papilas convergen en la parte posterior de la arena del piso bucal; [1] las papilas de ambos lados no convergen en la parte posterior de la arena del piso bucal. En *Leptodactylus* sp. y *Caudiverbera caudiverbera* las papilas no convergen (Fig. 5). En *Rana palmipes, Bufo limensis*, *Alsodes* sp., *Batrachophrynus* y *Telmatobius* las papilas convergen (Fig. 6).

TABLA 1. Matriz de 22 caracteres bucofaríngeos examinados en *Alsodes* sp., *Caudiverbera caudiverbera*, *Batrachophrynus*, siete especies de *Telmatobius* y el grupo externo.

TABLE 1. Matrix of 22 buccopharyngeal characters examined in *Alsodes* sp., *Caudiverbera caudiverbera*, *Batrachophrynus*, seven especies de *Telmatobius*, and the outgroup.

Taxón	Carácter																					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Rana palmipes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	–	1	0	0	0
Bufo limensis	0	1	0	0	1	–	0	1	1	1	0	0	1	0	1	[01]	1	1	1	0	1	0
Leptodactylus sp.	0	0	1	0	1	–	0	1	1	1	[01]	0	[12]	0	1	0	1	0	0	0	0	1
Alsodes sp.	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	2	1	1	1	1	1	1	0	?	?
Caudiverbera caudiverbera	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	–	1	1	0	1
Batrachophrynus brachydactylus	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	2	0	1	1	1	1	2	0	0	1
Batrachophrynus macrostomus	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	2	0	1	1	1	1	2	0	0	1
Telmatobius arequipensis	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	2	0	[01]	1
Telmatobius brevipes	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	[12]	0	0	1	1	1	2	0	[01]	1
Telmatobius carrillae	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	2	0	0	1
Telmatobius culeus	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	[01]	1	1	2	0	0	1
Telmatobius jelskii	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	[12]	0	1	[01]	1	1	2	0	0	1
Telmatobius marmoratus	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	2	0	0	1
Telmatobius rimac	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	2	0	1	1

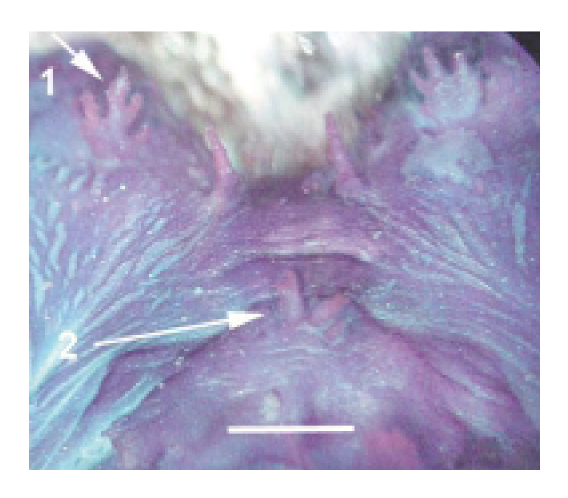


FIGURA 3. Vista anterior del piso de la cavidad bucal de la larva de *Batrachophrynus macrostomus* (estadio 36). 1: palpo infralabial, 2: papila lingual. Barra = 1 mm.

FIGURE 3. Anterior view of the floor of the oral cavity of the tadpole of *Batrachophrynus macrostomus* (stage 36). 1: infralabial palp, 2: lingual papilla. Bar = 1 mm.

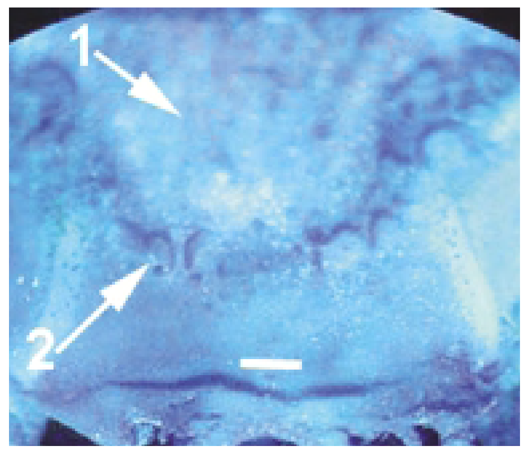


FIGURA 5. Vista posterior del piso de la cavidad bucal de la larva de *Caudiverbera caudiverbera* (estadio 37). 1: arena del piso bucal, 2: papila alrededor de la arena. Barra = 1 mm.

FIGURE 5. Posterior view of the floor of the oral cavity of the tadpole of *Caudiverbera caudiverbera* (stage 37). 1: oral floor arena, 2: papilla surrounding arena. Bar = 1 mm.

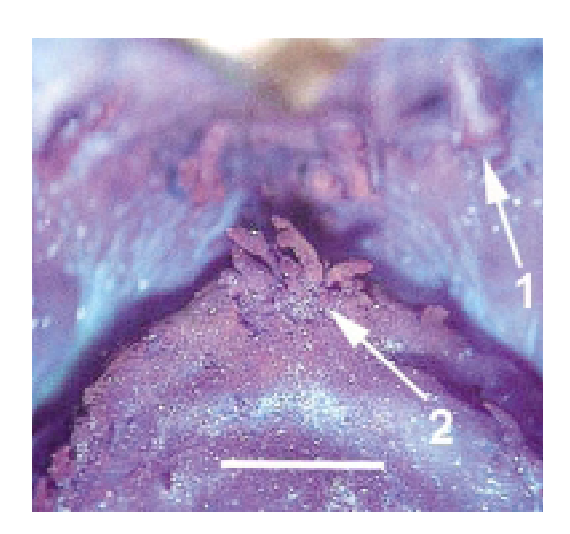


FIGURA 4. Vista anterior del piso de la cavidad bucal de la larva de *Caudiverbera caudiverbera* (estadio 37). 1: papila infralabial, 2: papila lingual. Barra = 1 mm.

FIGURE 4. Anterior view of the floor of the oral cavity of the tadpole of *Caudiverbera caudiverbera* (stage 37). 1: infralabial papilla, 2: lingual papilla. Bar = 1 mm.

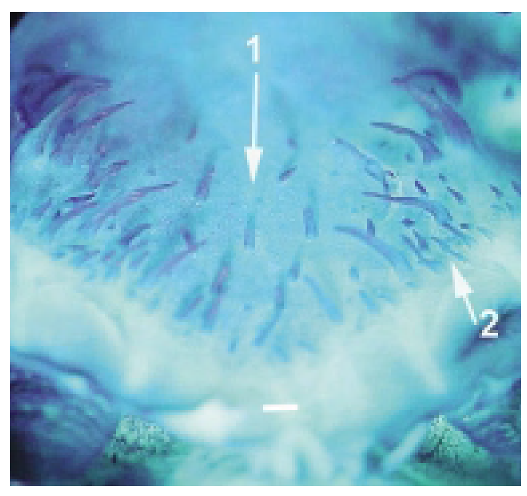


FIGURA 6. Vista posterior del piso de la cavidad bucal de la larva de *Telmatobius carrillae* (estadio 35). 1: arena del piso bucal, 2: papila alrededor de la arena. Barra = 1 mm.

FIGURE 6. Posterior view of the floor of the oral cavity of the tadpole of *Telmatobius carrillae* (stage 35). 1: oral floor arena, 2: papilla surrounding arena. Bar = 1 mm.

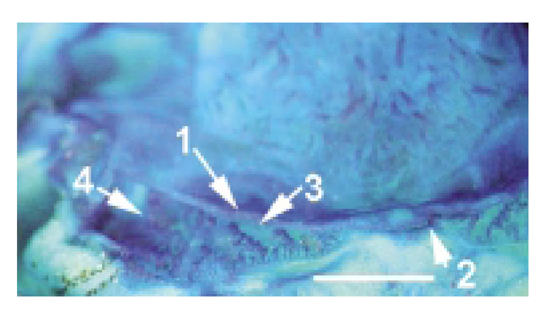


FIGURA 7. Vista del velum ventral y cavidad faríngea de la larva de *Bufo limensis* (estadio 39). 1: velum ventral, 2: proyección medial del velum ventral, 3: cuarta placa filtradora, 4: tercera placa filtradora. Barra = 1 mm.

FIGURE 7. View of the ventral velum and pharyngeal cavity of the tadpole of *Bufo limensis* (stage 39). 1: ventral velum, 2: medial projection of ventral velum, 3: fourth filtering plate, 4: third filtering plate. Bar = 1 mm.

Carácter 4. – Papilas dentro de la arena del piso bucal: [0] presente; [1] ausente. *Caudiverbera caudiverbera* no presenta papilas (Fig. 5). *Rana palmipes, Bufo limensis*, *Leptodactylus* sp., *Alsodes* sp., *Batrachophrynus* y *Telmatobius* presentan papilas dentro de la arena del piso bucal (Fig. 6).

Carácter 5. – Proyecciones del velum ventral: [0] desarrolladas; [1] poco desarrolladas. En *Bufo limensis* y *Leptodactylus* sp. las proyecciones están poco desarrolladas (Fig. 7). En *Rana palmipes, Alsodes* sp., *Caudiverbera caudiverbera*, *Batrachophrynus* y *Telmatobius* las proyecciones están desarrolladas (Figs. 8, 9).

Carácter 6. – Posición de las terceras proyecciones del velum ventral: [0] dorsales a las cuartas placas filtradoras; [1] laterales a las cuartas placas filtradoras. En *Alsodes* sp., *Batrachophrynus* y *Telmatobius* las terceras proyecciones del velum ventral son laterales a las cuartas placas filtradoras (Fig. 8), mientras que en *Rana palmipes* y *Caudiverbera caudiverbera* son dorsales (Fig. 9). En *Bufo limensis* y *Leptodactylus* sp. las terceras proyecciones están muy reducidas y por eso los estados se codifican con "–".

Carácter 7. – Proyecciones mediales del velum ventral: [0] distantes de las cuartas placas filtradoras; [1] próximos a las cuartas placas filtradoras. En *Rana palmipes*, *Bufo limensis*, *Leptodactylus* sp., *Alsodes* sp., *Batrachophrynus* y *Telmatobius* las proyecciones mediales del velum ventral están lejos de las cuartas placas filtradoras (Fig. 8), mientras que en *Caudiverbera caudiverbera* están próximas a las cuartas placas filtradoras (Fig. 9).

Carácter 8. – Imbricación de la tercera placa filtradora sobre la cuarta placa: [0] la tercera placa cubre la cuarta placa hasta la mitad o más de la mitad; [1] la tercera placa no cubre la cuarta placa o cubre menos de la mitad de la cuarta placa. En *Bufo limensis* y *Leptodactylus* sp. la tercera placa filtradora no cubre la cuarta placa o cubre menos de la mitad de la cuarta placa (Fig. 7). En *Rana palmipes*, *Caudiverbera caudiverbera*, *Alsodes* sp., *Batrachophrynus* y *Telmatobius* la tercera placa cubre la cuarta placa hasta la mitad o más de la mitad (Figs. 8, 9).

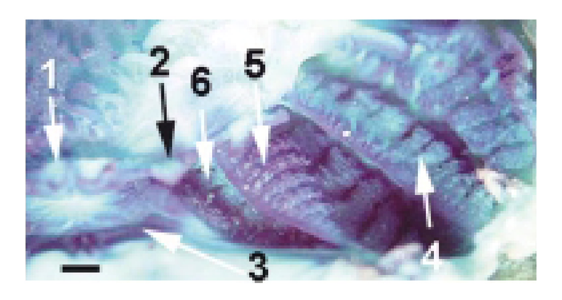


FIGURA 8. Vista del velum ventral y cavidad faríngea de la larva de *Telmatobius culeus* (estadio 35). 1: proyección medial del velum ventral, 2: tercera proyección del velum ventral, 3: esófago, 4: segunda placa filtradora, 5: tercera placa filtradora, 6: cuarta placa filtradora. Barra = 1 mm.

FIGURE 8. View of the ventral velum and pharyngeal cavity of the tadpole of *Telmatobius culeus* (stage 35). 1: medial projection of ventral velum, 2: third projection of ventral velum, 3: esophagus, 4: second filtering plate, 5: third filtering plate, 6: fourth filtering plate. Bar = 1 mm.

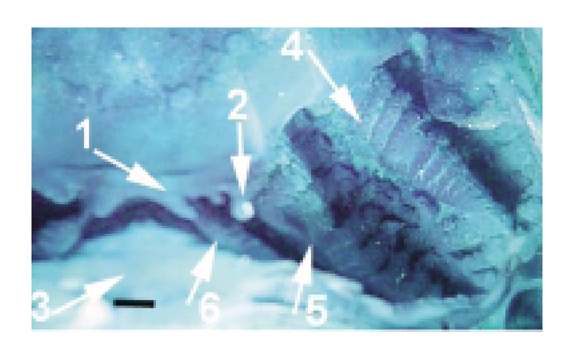


FIGURA 9. Vista del velum ventral y cavidad faríngea de la larva de *Caudiverbera caudiverbera* (estadio 37). 1: proyección medial del velum ventral, 2: tercera proyección del velum ventral, 3: esófago, 4: segunda placa filtradora, 5: tercera placa filtradora, 6: cuarta placa filtradora. Barra = 1 mm.

FIGURE 9. View of the ventral velum and pharyngeal cavity of the tadpole of *Caudiverbera caudiverbera* (stage 37). 1: medial projection of ventral velum, 2: third projection of ventral velum, 3: esophagus, 4: second filtering plate, 5: third filtering plate, 6: fourth filtering plate. Bar = 1 mm.

Carácter 9. – Borde libre de segunda placa filtradora: [0] fuertemente doblado; [1] poco doblado o no doblado. En *Bufo limensis*, *Leptodactylus* sp., *Alsodes* sp., *Batrachophrynus* y *Telmatobius* el borde libre de la segunda placa está poco doblado o no está doblado (Fig. 8), mientras que en *Rana palmipes* y *Caudiverbera caudiverbera* está fuertemente doblado (Fig. 9).

Carácter 10. – Orientación de la cuarta placa filtradora: [0] orientación vertical; [1] orientación horizontal. En *Bufo limensis*, *Leptodactylus* sp., *Alsodes* sp., *Batrachophrynus* y *Telmatobius* la orientación es horizontal (Fig. 8); sin embargo, en *Rana palmipes* y *Caudiverbera caudiverbera* la orientación es vertical (Fig. 9).

Carácter 11. – Proyecciones en la arena prenarial: [0] presentes; [1] ausentes. Las arena prenariales de *Rana palmipes*, *Bufo limensis*, *Leptodactylus* sp., *Caudiverbera caudiverbera*, *Alsodes* sp. y *Batrachophrynus macrostomus* presentan proyecciones de diferentes formas. *Rana palmipes*, por ejemplo, presenta pústulas libres o fusionadas, grandes y densas, con ápices que exhiben cúspides (Fig. 10). La arena prenarial en *Bufo limensis* presenta una cresta y pústulas fusionadas, grandes y poco densas, y con ápices redondeados. *Caudiverbera caudiverbera* tiene una protuberancia con proyecciones irregulares (Fig. 11). *Alsodes* sp. sólo presenta una papila. En *Batrachophrynus macrostomus* la arena prenarial presenta pústulas pequeñas no fusionadas y densas, y con ápices redondeados. En cambio, las arenas prenariales de *B. brachydactylus* y *Telmatobius* no muestran proyecciones o presentan unas pocas pústulas muy pequeñas (Figs. 12, 13). *Leptodactylus* sp. se codifica con [01] porque la arena prenarial no tiene proyecciones o presenta una cresta.

Carácter 12.– Dirección de las paredes nariales: [0] divergen anteriormente; [1] con-

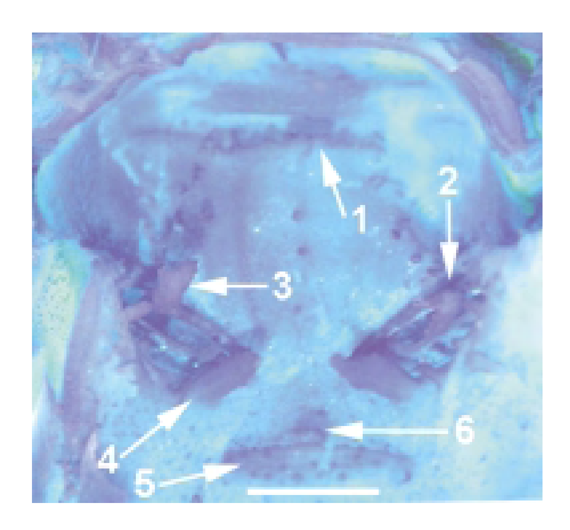


FIGURA 10. Vista anterior del techo bucal de la larva de *Rana palmipes* (estadio 35). 1: pústulas en arena prenarial, 2: narina, 3: papila en pared anterior de narina, 4: papila postnarial, 5: cresta media, 6: papila anteromedial a la cresta media. Barra = 1 mm.

FIGURE 10. Anterior view of the oral roof of the tadpole of *Rana palmipes* (stage 35). 1: pustules in prenarial arena, 2: choana, 3: papilla on anterior wall of choana, 4: postnarial papilla, 5: medial crest, 6: papilla anteromedial to medial crest. Bar = 1 mm.

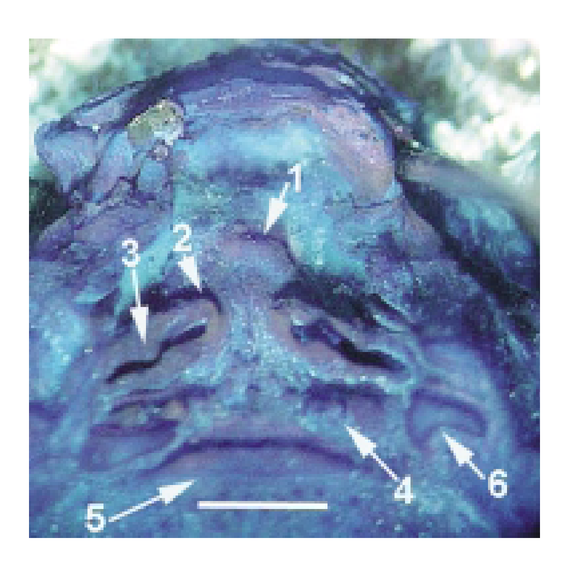


FIGURA 11. Vista anterior del techo bucal de la larva de *Caudiverbera caudiverbera* (estadio 35). 1: proyección en arena prenarial, 2: narina, 3: papila en pared anterior de narina, 4: papila postnarial, 5: cresta media, 6: papila lateral a la cresta media. Barra = 1 mm.

FIGURE 11. Anterior view of the oral roof of the tadpole of *Caudiverbera caudiverbera* (stage 35). 1: projection in prenarial arena, 2: choane, 3: papilla on anterior wall of choana, 4: postnarial papilla, 5: medial crest, 6: papilla lateral to medial crest. Bar = 1 mm.

vergen anteriormente. En *Rana palmipes* las paredes de las narinas divergen anteriormente (Fig. 10). En *Bufo limensis*, *Leptodactylus* sp., *Alsodes*, *Caudiverbera caudiverbera*, *Batrachophrynus* y *Telmatobius* las paredes de las narinas convergen anteriormente (Figs. 11-13).

Carácter 13. – Origen de las papilas de la pared anterior narial: [0] papilas se originan del borde ventral de la pared anterior narial; [1] sin papilas que se originan lateralmente de la pared anterior narial; [2] con papilas que se originan lateralmente de la pared anterior narial. En *Rana palmipes* y *Caudiverbera caudiverbera*, las papilas se originan del borde ventral de la pared anterior narial (Figs. 10, 11). En *Bufo limensis*, *Leptodactylus* sp., *Alsodes* sp., *Batrachophrynus* y *Telmatobius* las proyecciones se originan lateralmente de la pared anterior narial. Estas proyecciones pueden ser pústulas o papilas. En *Bufo limensis*, *T. arequipensis*, *T. brevipes*, *T. carrillae*, *T. culeus*, *T. marmoratus* y *T. rimac* las papilas están ausentes (Figs. 12, 13). *Alsodes* sp. y *Batrachophrynus* presentan una o más papilas (Fig. 14). *Leptodactylus* sp. y *Telmatobius jelskii* se codifican con [12] porque la pared anterior narial presenta una o más papilas que se originan lateralmente, o las papilas están ausentes.

Carácter 14. – Papilas y/o pústulas entre las papilas postnariales y la cresta media: [0] papilas y/o pústulas presentes; [1] papilas y/o

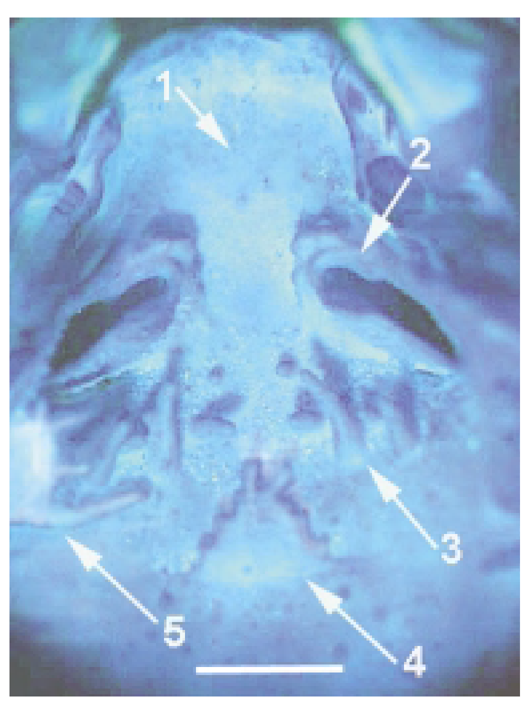


FIGURA 12. Vista anterior del techo bucal de la larva de *Telmatobius arequipensis* (estadio 35). 1: arena prenarial sin proyecciones, 2: narina, 3: papila postnarial, 4: cresta media con proyecciones, 5: palpo lateral a la cresta media. Barra = 1 mm.

FIGURE 12. Anterior view of the oral roof of the tadpole of *Telmatobius arequipensis* (stage 35). 1: prenarial arena without projections, 2: choana, 3: postnarial papilla, 4: medial crest with projections, 5: palp lateral to medial crest. Bar = 1 mm.



FIGURA 13. Vista anterior del techo bucal de la larva de *Telmatobius arequipensis* (estadio 35). 1: pústula en arena prenarial, 2: marina, 3: cresta media con proyecciones. Barra = 1 mm.

FIGURE 13. Anterior view of the oral roof of the tadpole of *Telmatobius arequipensis* (stage 35). 1: pustule on prenarial arena, 2: choana, 3: medial crest with projections. Bar = 1 mm.

pústulas ausentes. *Rana palmipes*, *Bufo limensis*, *Leptodactylus* sp., *Caudiverbera caudiverbera*, *Batrachophrynus y Telmatobius* presentan papilas y/o pústulas (Figs. 10, 15). *Alsodes* sp. no presenta papilas ni pústulas.

Carácter 15. – Ancho de la cresta media en relación a la distancia internarial: [0] ancho de la cresta media mayor que la distancia internarial; [1] ancho de la cresta media igual que la distancia internarial. En *Rana palmipes*, *Caudiverbera caudiverbera* y *Telmatobius brevipes* el ancho de la cresta media es mayor que la distancia internarial (Figs. 10, 11). En *Bufo limensis*, *Leptodactylus* sp., *Alsodes* sp., *Batrachophrynus* y *Telmatobius* (excepto *T. brevipes*) el ancho de la cresta media es igual que la distancia internarial (Figs. 12, 13).

Carácter 16. – Margen de la cresta media: [0] sin proyecciones; [1] con proyecciones. En *Rana palmipes*, *Leptodactylus* sp. y *Caudiverbera caudiverbera* el margen de la cresta media no presenta proyecciones (Figs. 10, 11); sin embargo, en *Alsodes* sp., *Batrachophrynus*, *Telmatobius arequipensis*, *T. brevipes*, *T. carrillae*, *T. marmoratus* y *T. rimac* están presentes (Figs. 12, 13). *Bufo limensis*, *T. culeus* y *T. jelskii* se codifican con [01] porque las proyecciones están ausentes o presentes en el margen de la cresta media (Fig. 15).

Carácter 17. – Proyecciones laterales a la cresta media: [0] ausentes; [1] palpo lateralmente comprimido; [2] papila cónica. En *Rana palmipes* las proyecciones laterales a la cresta media están ausentes (Fig. 10). En *Caudiverbera caudiverbera* las proyecciones laterales a la cresta media son papilas cónicas (Fig. 11). En *Bufo limensis*, *Leptodactylus* sp., *Alsodes* sp., *Batrachophrynus* y

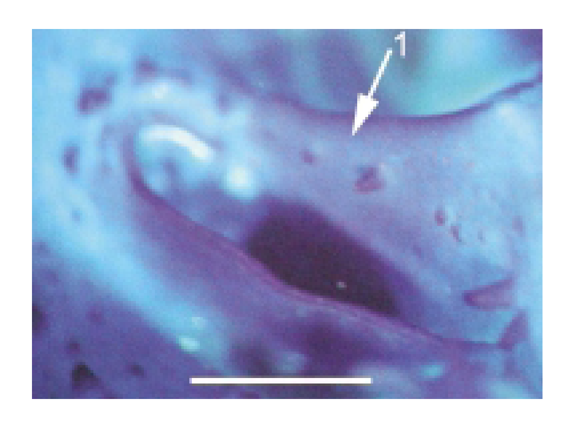


FIGURA 14. Narina de la larva de *Batrachophrynus macrostomus* (estadio 36). 1: pared anterior con papilas. Barra = 1 mm.

FIGURE 14. Choana of the tadpole of *Batrachophrynus macrostomus* (stage 36). 1: anterior wall with papillae. Bar = 1 mm.

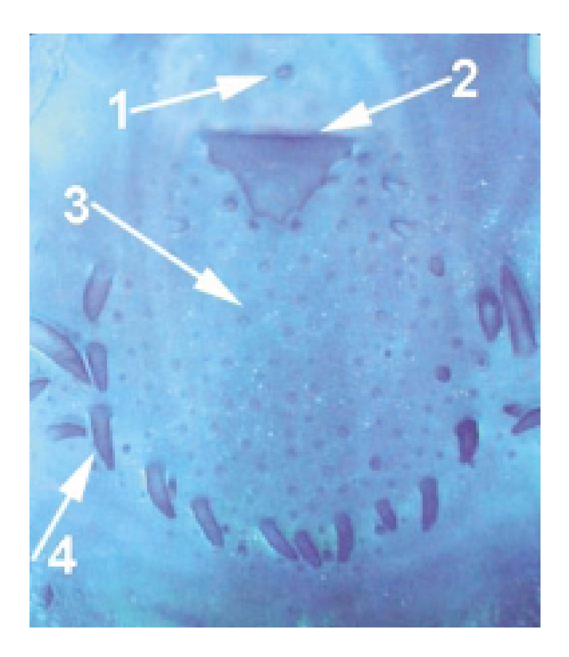


FIGURA 15. Vista posterior del techo bucal de la larva de *Telmatobius jelskii* (estadio 35). 1: papila anteromedial a la cresta media, 2: cresta media sin proyecciones, 3: arena del techo bucal, 4: papila alrededor del techo bucal. Barra = 1 mm.

FIGURE 15. Posterior view of the oral roof of the tadpole of *Telmatobius jelskii* (stage 35). 1: papilla anteromedial to medial crest, 2: media crest without projections, 3: oral roof arena, 4: papilla surrounding oral roof. Bar = 1 mm.

Telmatobius las proyecciones laterales a la cresta media son palpos lateralmente comprimidos (Fig. 12).

Carácter 18. – Margen del palpo lateral a la cresta media: [0] margen sin proyecciones grandes; [1] margen con proyecciones grandes. En *Leptodactylus* sp. los palpos laterales a la cresta media no presentan proyecciones grandes. En *Bufo limensis*, *Alsodes* sp., *Batrachophrynus* y *Telmatobius* los palpos laterales a la cresta media presentan proyecciones grandes (Fig. 12). *Rana palmipes* se codifica con "—" porque no presenta proyecciones laterales a la cresta media y *Caudiverbera caudiverbera* se codifica con "—" porque presenta papilas en vez de palpos.

Carácter 19. – Papilas alrededor de la arena del techo bucal: [0] ausentes; [1] las papilas de ambos lados no convergen en la parte posterior de la arena del techo bucal; [2] las papilas de ambos lados convergen en la parte posterior de la arena del techo bucal. En *Leptodactylus* sp. las papilas están ausentes. En *Batrachophrynus* y *Telmatobius* las papilas convergen (Fig. 15). En *Rana palmipes*, *Bufo limensis*, *Alsodes* sp. y *Caudiverbera caudiverbera* las papilas no convergen (Figs. 16, 17). Este carácter es aditivo.

Carácter 20. – Papilas y/o pústulas dentro de la arena del techo bucal: [0] presentes; [1] ausentes. Las papilas que están alrededor de la arena del techo bucal son más grandes que las papilas que están dentro de la arena,

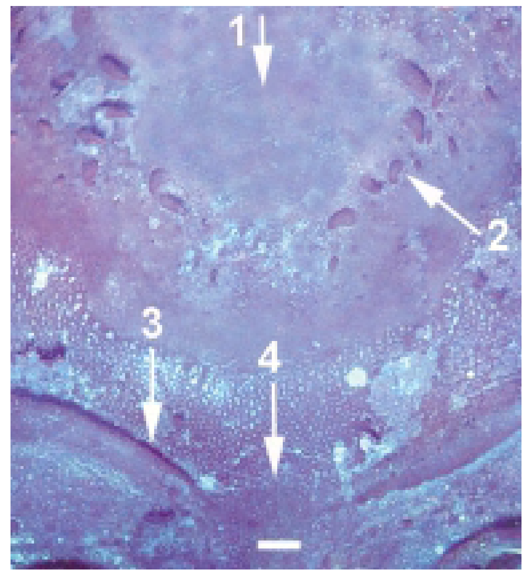


FIGURA 16. Vista posterior del techo bucal de la larva de *Caudiverbera caudiverbera* (estadio 35). 1: arena del techo bucal, 2: papila alrededor de la arena del techo bucal, 3: velum dorsal sin proyecciones, 4: zona del velum dorsal interrumpido. Barra = 1 mm.

FIGURE 16. Posterior view of the oral roof of the tadpole of *Caudiverbera caudiverbera* (stage 35). 1: oral roof arena, 2: papilla surrounding oral roof arena, 3: dorsal velum without projections, 4: area of interrupted dorsal velum. Bar = 1 mm.

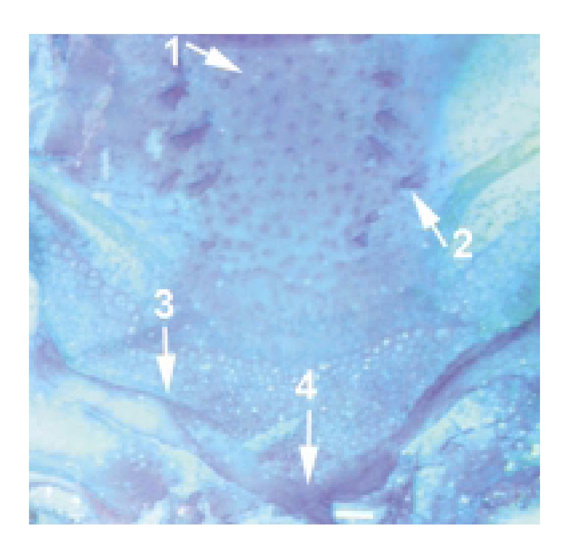


FIGURA 17. Vista posterior del techo bucal de la larva de *Rana palmipes* (estadio 35). 1: arena del techo bucal, 2: papila alrededor de la arena del techo bucal, 3: velum dorsal sin proyecciones, 4: zona del velum dorsal poco interrumpido. Barra = 1 mm.

FIGURE 17. Posterior view of the oral roof of the tadpole of de *Rana palmipes* (stage 35). 1: oral roof arena, 2: papilla surrounding oral roof arena, 3: dorsal velum without projections, 4: area of dorsal velum barely interrupted. Bar = 1 mm.

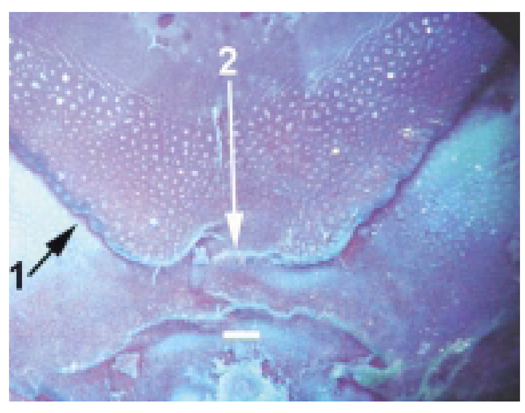


FIGURA 18. Vista posterior del techo bucal de la larva de *Telmatobius marmoratus* (estadio 36). 1: velum dorsal con proyecciones poco desarrolladas, 2: zona del velum dorsal interrumpido. Barra = 1 mm.

FIGURE 18. Posterior view of the oral roof of the tadpole of *Telmatobius marmoratus* (stage 36). 1: dorsal velum with poorly developed projections, 2: area of the interrupted dorsal velum. Bar = 1 mm.

pero a veces estas últimas no son fácilmente distinguibles de las pústulas que también están dentro de la arena del techo bucal. Para evitar la separación arbitraria de papilas y pústulas se ha considerado a ambos tipos de proyecciones como un solo cáracter. En *Rana palmipes*, *Bufo limensis*, *Leptodactylus* sp., *Alsodes* sp., *Batrachophrynus* y *Telmatobius* las papilas y/o pústulas están presentes (Figs. 15, 17), mientras que en *Caudiverbera caudiverbera* están ausentes (Fig. 16).

Carácter 21. – Proyecciones del velum dorsal: [0] proyecciones poco desarrolladas; [1] proyecciones desarrolladas. *Rana palmipes*, *Leptodactylus* sp., *Caudiverbera caudiverbera*, *Alsodes barrioi*, *Batrachophrynus*, *Telmatobius carrillae*, *T. culeus*, *T. jelskii* y *T. marmoratus* presentan las proyecciones poco desarrolladas (Figs. 16-18). *Bufo limensis* y *T. rimac* presentan las proyecciones desarrolladas (Fig. 19). *T. arequipensis* y *T. brevipes* se codifican con [01] porque presentan tanto las proyecciones desarrolladas como poco desarrolladas. *Alsodes* sp. se codifica con "?" porque es un carácter perdido.

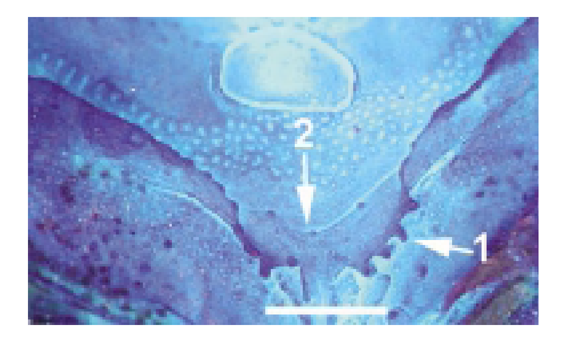


FIGURA 19. Vista posterior del techo bucal de la larva de *Bufo limensis* (estadio 39). 1: velum dorsal con proyecciones desarrolladas, 2: zona del velum dorsal poco interrumpido. Barra = 1 mm.

FIGURE 19. Posterior view of the oral roof of the tadpole of *Bufo limensis* (stage 39). 1: dorsal velum with developed projections, 2: area of the dorsal velum barely interrupted. Bar = 1 mm.

Carácter 22. – Continuidad del velum dorsal: [0] velum casi continuo; [1] velum separado medialmente. En *Leptodactylus* sp., *Caudiverbera caudiverbera*, *Batrachophrynus* y *Telmatobius* el velum dorsal está separado medialmente (Figs. 16, 18). El velum dorsal es casi continuo en *Rana palmipes* y *Bufo limensis* (Figs. 17, 19). *Alsodes* sp. se codifica con "?" porque es un carácter perdido.

Resultados

Los métodos de enumeración implícita y búsqueda tradicional usando 22 caracteres bucofaríngeos larvales resultó en tres árboles parsimoniosos de 33 pasos cada uno. El consenso de Nelsen de estos árboles con los valores de soporte GC del remuestro simétrico y Bremer relativo se muestran en la Fig. 20. En el consenso se muestra un clado formado por *Alsodes* sp. como grupo hermano del clado *Batrachophrynus*-*Telmatobius* (con valores GC y Bremer relativo de 27 y 50 respectivamente). La sinapomorfía que soporta este clado es la presencia de proyecciones en el margen de la cresta media (véase Apéndice II); sin embargo, *T. culeus* y *T. jelskii* también presentan el estado alternativo (sin proyecciones en el margen de la cresta media).

El clado *Batrachophrynus-Telmatobius* está formado por *B. macrostomus* que se encuentra en la base y el clado formado por *B. brachydactylus* y las especies de *Telmatobius* (con valores GC y Bremer relativo de 43 y 50 respectivamente) (Fig. 20). La sinapomorfía que soporta este clado es la convergencia posterior de las papilas alrededor de la arena del techo bucal (véase Apéndice II).

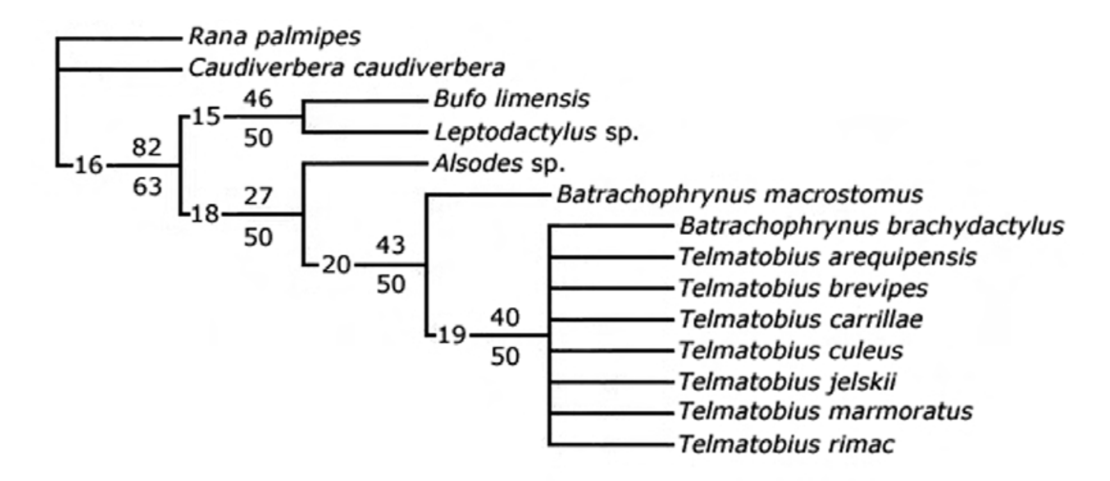


Figura 20. Árbol de consenso estricto en base a 22 caracteres bucofaríngeos larvales mostrando las relaciones de dos especies de *Batrachophrynus*, siete de *Telmatobius, Alsodes* sp. y *Caudiverbera caudiverbera*. *Rana palmipes*, *Leptodactylus* sp. y *Bufo limensis* son los grupos externos. Los valores de soporte GC (diferencia entre la frecuencia de un grupo presente y la frecuencia del grupo que más lo contradice) del remuestreo simétrico y Bremer relativo (proporción de evidencia favorable y contradictoria) son los que están encima y debajo de las ramas respectivamente. Los números en la base de los clados corresponden a los nodos.

Figure 20. Strict consensus tree based on 22 buccopharyngeal characters of tadpoles, showing the relationships of two species of *Batrachophrynus,* seven of *Telmatobius, Alsodes* sp., and *Caudiverbera caudiverbera*. *Rana palmipes*, *Leptodactylus* sp. and *Bufo limensis* are the outgroups. The values of GC support (difference between the frequency of a given group and the frequency of the group that contradicts it the most) of the symmetrical resampling and relative Bremer index (proportion of consistent and contradictory evidence) are above and below the branches respectively. The numbers at the base of the clades correspond to the nodes.

El clado *Telmatobius*-*B. brachydactylus* no está resuelto y presenta valores GC y Bremer relativo de 40 y 50 respectivamente (Fig. 20). La sinapomorfía que soporta este clado es la ausencia de proyecciones en la arena prenarial (véase Apéndice II). En *Leptodactylus* sp. este carácter es polimórfico (las proyecciones en la arena prenarial están ausentes y presentes).

DISCUSIÓN

Análisis filogenético

La ausencia de proyecciones en la arena prenarial es una sinapomorfía que agrupa a *Batrachophrynus brachydactylus* con las especies de *Telmatobius*. Esta evidencia sugiere que *B. brachydactylus* debe pertenecer a *Telmatobius*. Por otro lado, *Batrachophrynus* sería un género válido con una sola especie (*B. macrostomus*) y el grupo hermano de *Telmatobius*. Esta hipótesis tiene como evidencia la convergencia posterior de las papilas alrededor de la arena del techo bucal.

El presente análisis filogenético no soporta la hipótesis propuesta por SINSCH & JURASKE (1995) de que *Batrachophrynus* es monofilético. Estos autores, al reevaluar las relaciones de los Telmatobiinae del Perú central, proponen relaciones filogenéticas evaluando alelos fijos y la presencia o ausencia de alelos en diferentes loci aloenzimáticos. Lamentablemente, utilizaron otra especie de *Telmatobius* (*T. culeus*) como grupo externo cuando éste debe ser un taxon no relacionado con el grupo de estudio, y tampoco proponen sinapomorfías que soporten la monofilia de *Batrachophrynus* formando un grupo separado de *Telmatobius*. Nuestra hipótesis, por el contrario, es que *B. brachydactylus* está más relacionado con las especies de *Telmatobius* que con *B. macrostomus*, y está apoyada por una sinapomorfía (ausencia de proyecciones en la arena prenarial).

Si *Batrachophrynus* sólo incluye a *B. macrostomus*, nuestro análisis apoya la hipótesis de que *Batrachophrynus* y *Telmatobius* (incluyendo a *B. brachydactylus*) son géneros emparentados (CEI, 1986; SINSCH & JURASKE, 1995). CEI (1986) propone que *Batrachophrynus* es una rama ancestral especializada del linaje principal de los *Telmatobius*, aunque no presentó evidencia que sustentara su propuesta. Posteriormente, SINSCH & JURASKE (1995) propusieron la hipótesis de que el antepasado común de las dos especies de *Batrachophrynus* se separaron del stock de *Telmatobius* antes de su diferenciación en las especies recientes. Nuestro análisis muestra una sinapomorfía (la convergencia posterior de las papilas alrededor de la arena del techo bucal) que apoya la hipótesis de *B. macrostomus* como el grupo hermano de *Telmatobius* (incluyendo a *B. brachydactylus*).

Este análisis no apoya la hipótesis de LYNCH (1978) de considerar a *Batrachophrynus* como un taxon basal a un clado compuesto por otros Telmatobiini. Sin embargo, aunque nuestro trabajo no estuvo diseñado para demostrar la monofilia de *Telmatobius* y su hipotético grupo hermano, una sinapomorfía (la presencia de proyecciones en el margen de la cresta media) soporta una relación hermana de *Alsodes* (representada por *Alsodes* sp.) con un clado que incluye las especies de *Batrachophrynus* y *Telmatobius* (Fig. 20). No obstante, la evaluación de la hipótesis de *Alsodes* como el grupo hermano de *Batrachophrynus*-*Telmatobius* (LYNCH, 1978; LAVILLA, 1985; WIENS, 1993) requeriría idealmente la inclusión de todas las especies de *Telmatobius* y grupos externos seleccionados de otros leptodactílidos.

Este análisis tampoco apoya la hipótesis de BURTON (1998) de incluir *Batrachophrynus* en Calyptocephalellini (Fig. 20). BURTON (1998) sostiene que al incluir el carácter “pre-

sencia del músculo *lumbricalis longus digiti* III" aumentaría la superioridad del cladograma en el que *Batrachophrynus* se agrupa con *Caudiverbera* y *Telmatobufo* sobre el cladograma más parsimonioso y "preferido" en el que LYNCH (1978) se basó para clasificar a los Telmatobiinae. Nosotros sugerimos que el análisis de LYNCH (1978) debe ser revisado y que el carácter mencionado por BURTON (1998) debe incluirse en un nuevo análisis filogenético de los Telmatobiinae.

Consideraciones biogeográficas

Apoyándose en el cladograma de LYNCH (1978), DUELLMAN (1979) propone que *Batrachophrynus* aparentemente es un relicto de un grupo que tuvo una distribución más amplia hacia el sur, anterior al levantamiento de los Andes en el Plioceno. SINSCH & JURASKE (1995), a su vez, proponen que las especies de *Batrachophrynus* pueden representar los remanentes de una invasión temprana hacia los Andes centrales del Perú, mientras que las especies de *Telmatobius* alcanzaron esta región durante una segunda y última invasión. Ambas afirmaciones asumen que *Batrachophrynus* es un grupo monofilético y que sus dos especies están separadas de *Telmatobius*. La evidencia bucofaríngea larval no apoya ni la monofilia de *Batrachophrynus* ni la separación de *B. brachydactylus* de las especies de *Telmatobius*. Por lo tanto, las hipótesis de DUELLMAN (1979) y de SINSCH & JURASKE (1995) sobre la distribución de *Batrachophrynus* deberían incluir sólo a *B. macrostomus*.

LAVILLA (1985) en base a un carácter larval propone el reconocimiento de dos grupos de especies dentro de *Telmatobius*. El grupo meridional incluye a las especies de Argentina y se caracteriza por la presencia de papilas orales intramarginales mentales, mientras que el septentrional, caracterizado por la ausencia de la mencionada fila de papilas intramarginales, incluye a las larvas hasta ahora conocidas de Chile, Bolivia, Perú y Ecuador. En base a la distribución geográfica de este carácter larval, LAVILLA (1985) propone que *Telmatobius* avanzó hacia el norte por la vertiente oriental de los Andes, invadiendo desde allí la vertiente occidental (en el norte de Chile) y el altiplano, donde tuvo un centro de radiación secundario, para proseguir por los Andes centrales hasta superar la depresión de Huancabamba y colonizar los Andes del Norte en Ecuador. Nuestro análisis incluye sólo a especies de *Telmatobius* presentes en Perú y, por lo tanto, no podemos apoyar la separación de dos grupos de especies en *Telmatobius*. Del mismo modo, la ubicación de *B. macrostomus* como el taxon más basal y separado del resto de especies del clado *B. brachydactylus*-*Telmatobius* (Fig. 20) no apoya ni refuta la hipótesis de Lavilla de una radiación de *Telmatobius* de sur a norte por los Andes.

Posteriormente, LAVILLA & SCROCCHI (1986), al explicar los patrones de distribución de los Telmatobiinae, proponen que *Telmatobius* habría tenido un centro de radiación secundario en la cuenca del Lago Titicaca (Bolivia-Perú), y una diversificación genérica discreta (*Batrachophrynus*) en el centro de Perú, alcanzando como límite meridional la región de Imbabura (Ecuador). Estas afirmaciones implican que las dos especies de *Batrachophrynus* forman un clado separado de las especies de la cuenca del Lago Titicaca. Nuestra hipótesis basada en evidencia bucofaríngea larval muestra a *B. brachydactylus* más relacionado con las especies de *Telmatobius*, y deja a *B. macrostomus* como un linaje con su propia historia evolutiva. No obstante, hasta que no se añadan más taxones y otros sistemas de caracteres (incluyendo los larvales) en un análisis filogenético, no se podrá reconstruir de forma fiable la biogeografía histórica de *Telmatobius*.

Agradecimientos

Al Ing. Alejandro Aguilar por su constante e invalorable apoyo sin el cual este trabajo no hubiera sido posible. A Jesús H. Córdova, Conservador del Departamento de Herpetología del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, que muy gentilmente brindó espacio y acceso a los especimenes. A Victor Morales y Edgar Lehr por la detallada revisión de este manuscrito. A Marcelo Stucchi por su generoso apoyo en la toma y edición de las fotografías. A Marco Mendez, Mikael Lundberg y Elías Ponce por su apoyo en la obtención de los especímenes. El análisis filogenético fue enriquecido con los comentarios y sugerencias de Pablo A. Goloboff, Claudia A. Szumick y Camilo I. Mattoni. A I. De la Riva, por su colaboración en la traducción al inglés.

REFERENCIAS

AGUILAR, C. (2003): Caracteres orales internos larvales de algunos Telmatobiinae de Perú. *Libro de Resúmenes del VI Congreso Latinoamericano de Herpetología, Lima, Perú*, 24.

BENAVIDES, E., ORTIZ, J.C. & SITES, J.W. (2002): Species boundaries among the *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) of the Lake Titicaca basin: allozyme and morphological evidence. *Herpetologica*, 58: 31-55.

BURTON, T.C. (1998): Pointing the way: the distribution and evolution of some characteres of the finger muscles of frogs. *American Museum Novitates*, 3229: 1-13.

CEI, J.M. (1986): Speciation and adaptative radiation in Andean *Telmatobius* frogs. Pp. 374-386, *in*: Vuilleumier, F. & Monasterio, M. (eds.), *High Altitude Tropical Geography*. Oxford University Press, New York.

DUELLMAN, W.E. (1979): The herpetofauna of the Andes: patterns of distribution, origin, differentiation and present communities. Pp. 371-459, *in*: Duellman, W.E. (ed.), *The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution and Dispersal*. Museum of Natural History, University of Kansas, Lawrence, Kansas.

DUELLMAN, W.E. & TRUEB, L. (1986): *Biology of the Amphibians*. McGraw-Hill, New York.

FORD, L.S. & CANNATELLA, D.C. (1993): The major clades of frogs. *Herpetological Monographs*, 7: 94–117.

FROST, D.R. (2002): *Amphibian Species of the World: An Online Reference (Vers. 2.21)*. American Museum of Natural History. New York, USA. <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html> [Consulta: Septiembre 2003].

GOLOBOFF, P. & FARRIS, J.S. (2001): Methods for quick consensus stimation. *Cladistics*, 17: S26-S34.

GOLOBOFF, P., FARRIS, J.S. & NIXON, K. (2003a): *T.N.T. Tree Analysis using New Technology. Version 1.0 (Beta 1, Oct 03)*. Program distributed by the authors.

GOLOBOFF, P., FARRIS, J.S., KÄLLERSJÖ, M., OXELMAN, B., RAMIREZ, M. & SZUMICK, C.A. (2003b): Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics*, 19: 324-332.

GOSNER, K.L. (1960): A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16: 183-190.

HAAS, A. (2003): Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters. (Amphibia: Anura). *Cladistics*, 19: 23-89.

HAY, J.M., RUVINSKY, I., HEDGES, S.B. & MAXSON, L.R. (1995): Phylogenetic relationships of amphibian families from DNA sequences of mitochondrial 12S and

16S ribosomal RNA genes. *Molecular Biology and Evolution*, 12: 928-937.

LAURENT, R.F. (1983): Heterogenidad del genero *Batrachophrynus* Peters (Leptodactylidae). *Acta Zoologica Lilloana*, 37: 107-113.

LAVILLA, E.O. (1985): Diagnosis genérica y agrupación de las especies de *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) en base a caracteres larvales. *Physis (Buenos Aires), Sección B*, 43: 63-67.

LAVILLA, E.O. (1988): Lower Telmatobiinae (Anura: Leptodactylidae): generic diagnosis based on larval characters. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas,* 124: 1-19.

LAVILLA, E.O. & SCROCCHI, G.J. (1986): Morfometría larval de los géneros de Telmatobiinae (Anura: Leptodactylidae) de Argentina y Chile. *Physis (Buenos Aires), Sección B*, 44: 39-43.

LEHR, E. (2005): The *Telmatobius* and *Batrachophrynus* species of Peru. Pp. 39-64, *in*: este volumen.

LYNCH, J.D. (1971): Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactylid frogs. *Miscellaneous Publications of the Museum of Natural History of the University of Kansas*, 53: 1-238.

LYNCH, J.D. (1978): A re-assesment of the telmatobiine leptodactylid frogs of Patagonia. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 72: 1-57.

MORALES, V. (1988): Una nueva especie de *Telmatobius* (Anura, Leptodactylidae), de Ancash, Perú. *Revista Brasileira de Zoología*, 5: 603-608.

MORALES, V. (1995): Checklist and taxonomic bibliography of the amphibians from Perú. *Smithsonian Herpetological Information Service*, 107: 1-20.

RUVINSKY, I. & MAXSON, L.A. (1996): Phylogenetic relationships among bufonoid frogs (Anura: Neobatrachia) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 5: 533-547.

SINSCH, U. & JURASKE, N. (1995): Reassessment of central Peruvian Telmatobiinae (genera *Batrachophrynus* and *Telmatobius*). II. Allozymes and phylogenetic relationships. *Alytes*, 13: 52-66.

SINSCH, U., SALAS, A.W. & CANALES, V. (1995): Reassessment of central Peruvian Telmatobiinae (genera *Batrachophrynus* and *Telmatobius*). I. Morphometry and classification. *Alytes*, 13: 14-44.

VELLARD, J. (1951): Estudios sobre batracios andinos. I. El grupo *Telmatobius* y formas afines. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"*, 1: 1-89.

WASSERSUG, R.J. (1976): Oral morphology of anuran larvae: terminology and general description. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 48: 1-23.

WASSERSUG, R.J. & HEYER, W.R. (1988): A survey of internal oral features of leptodactyloid larvae (Amphibia: Anura). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 457: 1-99.

WIENS, J.J. (1993): Systematics of the leptodactylid frog genus *Telmatobius* in the Andes of northern Peru. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 162: 1-76.

APÉNDICE I.

Número de especímenes, estadios larvales, referencias de colección del Museo de Historia Natural de San Marcos (MUSM) y localidades de las especies examinadas.

APPENDIX I.

Number of specimens, larval stages, collection numbers of the Museo de Historia Natural de San Marcos (MUSM), and localities of the species examined.

Especie	Número de especímenes	Estadio Gosner	Ref. MUSM	Localidad
Rana palmipes	2	35, 38	367	Paimas, Depto. Piura, Perú
Bufo limensis	2	37, 39	19231	Río Pisco, Depto. de Ica, Perú
Leptodactylus sp.	2	38	4097	Satipo, Depto. de Junín; Perú
Alsodes sp.	1	36	19319	Catrihuala, Chile
Caudiverbera caudiverbera	2	35, 37	16997	Provincia de Cautín, Chile.
Batrachophrynus brachydactylus	3	35, 36	10092	Capillacocha, Depto. de Junín, Perú
Batrachophrynus macrostomus	3	36	342, 16535	Lago Junín, Depto. de Junín, Perú
Telmatobius arequipensis	2	35	19228	Polobaya, Depto. de Arequipa, Perú.
Telmatobius brevipes	2	36	6301	Cajabamba, Depto. de La Libertad, Perú.
Telmatobius carrillae	2	35, 36	5622, 5639	Chopitec, Depto. de Ancash, Perú
Telmatobius culeus	4	35, 37, 38	7818, 7819	Lago Titicaca, Depto. de Puno, Perú
Telmatobius jelskii	1	35	7112	Chancas, Depto. de Junín, Perú
Telmatobius jelskii	1	38	18499	Cangallo, Depto. de Ayacucho, Perú
Telmatobius marmoratus	2	36, 37	17005	Desaguadero, Depto. de Puno, Perú
Telmatobius rimac	2	35, 36	19229	Canta, Depto. de Lima, Perú

APÉNDICE II.

Lista de apomorfías comunes a todos los árboles. Los nodos corresponden a los de la Fig. 20.

APPENDIX II.

List of apomorphies shared by all the trees. Nodes correspond to those of Fig. 20.

Bufo limensis

Carácter 21: proyecciones del velum dorsal desarrolladas, 0 ➔ 1

Carácter 22: velum dorsal casi continuo, 1 ➔ 0

Leptodactylus sp.

Carácter 3: las papilas de ambos lados de la arena del piso bucal no convergen en su parte posterior, 0 ➔ 1

Carácter 18: palpo lateralmente comprimido, margen sin proyecciones grandes, 1 ➔ 0

Carácter 19: papilas alrededor de la arena del techo bucal ausentes, 1 ➔ 0

Alsodes sp.

Carácter 1: procesos laterales en área infralabial en forma de papilas, 0 ➔ 1

Carácter 14: papilas y/o pústulas entre papilas postnariales y la cresta media ausentes, 0 ➔ 1

Caudiverbera caudiverbera

Carácter 1: procesos laterales en área infralabial en forma de papilas, 0 ➔ 1

Carácter 3: las papilas de ambos lados de la arena del piso bucal no convergen en su parte posterior, 0 ➔ 1

Carácter 4: papilas ausentes dentro de la arena del piso bucal, 0 ➔ 1

Carácter 7: proyecciones mediales del velum ventral próximas a las cuartas placas filtradoras, 0 → 1
Carácter 20: papilas y/o pústulas dentro de la arena del techo bucal ausentes, 0 → 1

Telmatobius brevipes
Carácter 15: ancho de la cresta media mayor que la distancia internarial, 1 → 0

Telmatobius rimac
Carácter 21: proyecciones del velum dorsal desarrolladas, 0 → 1

Nodo 15
Carácter 5: proyecciones del velum ventral poco desarrolladas, 0 → 1
Carácter 8: la tercera placa filtradora no cubre la cuarta placa o cubre menos de la mitad de la cuarta placa, 0 → 1

Nodo 16
Carácter 9: borde libre de segunda placa filtradora poco doblado o no doblado, 0 → 1
Carácter 10: orientación de la cuarta placa filtradora horizontal, 0 → 1
Carácter 15: ancho de la cresta media igual que la distancia internarial, 0 → 1

Nodo 18
Carácter 16: margen de la cresta media con proyecciones, 0 → 1

Nodo 19
Carácter 11: proyecciones en la arena prenarial ausentes, 0 → 1

Nodo 20
Carácter 19: las papilas de ambos lados convergen en la parte posterior de la arena del techo bucal, 1 → 2

Monogr. Herpetol. (2005) 7:239-260

Reassessment of central Peruvian Telmatobiinae (genera *Batrachophrynus* and *Telmatobius*): osteology, palmar morphology and skin histology

ULRICH SINSCH, KERSTIN HEIN & BIRTHE GLUMP

Institute of Integrated Sciences, Department of Biology, University of Koblenz-Landau,
Universitätsstr. 1, D-56070 Koblenz, Germany
(e-mail: sinsch@uni-koblenz.de)

Abstract: Three character complexes (osteological features, nuptial pad morphology and integument structure) were studied in seven Central Peruvian Telmatobiinae, *Batrachophrynus brachydactylus, B. macrostomus*, *Telmatobius carrillae*, *T. hockingi*, *T. jelskii*, *T. mayoloi* and *T. rimac*, and in *Alsodes montanus* which originates from Chile and was used for outgroup comparisons. Skull features often varied stronger between conspecific specimens than between species, and the extension of humeral crests differed between the sexes. There were no clear-cut osteological differences among the genera, and not only *Batrachophrynus* but also *T. carrillae* lacked maxillary and vomerine teeth. Palmar morphology, specifically the type and numbers of spicules on the nuptial excrescences, provided species-specific characters and distinguished *Batrachophrynus* (spicules absent or unkeratinized) from *Telmatobius* and *Alsodes* (spicules keratinized). Skin texture and cutaneous gland histochemistry showed also taxonspecific features that allowed to identify *B. macrostomus*, *T. hockingi* and *A. montanus* at the level of specimens. All Central Peruvian taxa possessed serous glands with small granules (type I), but *B. brachydactylus, B. macrostomus* and *T. carrillae* lacked serous glands with large granules (type II) which were present in the other four *Telmatobius*. The absence of type I serous glands in *Alsodes montanus* and the small size of type II glands, deviating from those found in *Telmatobius,* corroborate its position as outgroup. Phylogenetic analysis of the three character complexes clearly supports monophyly of *Batrachophrynus* and places *T. carrillae* closer to *Batrachophrynus* than to any *Telmatobius*. Outgroup comparison suggests that several distinctive characters of *Batrachophrynus* (dentition, unkeratinized nuptial pad, absence of type II glands) are most probably derived states (secondary reductions) rather than ancestral ones. If so, and considering that *T. mayoloi* (type II glands rare and not present in all individuals) and even more *T. carrillae* (edentate, type II glands absent) show similar reductive tendencies, *Batrachophrynus* seems to be recently derived from the *Telmatobius* stock. In this case, graded reductions would connect the primitive Central Peruvian Telmatobiinae (*T. hockingi, T. jelskii, T. rimac*) over *T. mayoloi* and *T. carrillae* to *B. brachydactylus* and to the most derived *B. macrostomus*. Although there is no doubt about the sister species relationship between the last two species, their degree of differentiation from *Telmatobius* may be too low to require an own generic status. Information on more species and on additional character complexes (e.g. karyological features, DNA sequences) and thus, a better understanding of the evolutionary processes within this peculiar group would surely help to settle the controversy on the validity of *Batrachophrynus*.

Key words: *Batrachophrynus*, histology, morphology, osteology, phylogeny, *Telmatobius*.

Resumen: Reconsideración de los Telmatobiinae de Perú central (géneros *Batrachophrynus* y *Telmatobius*): osteología, morfología palmar e histología de la piel. – Tres grupos de caracteres (osteología, morfología de la callosidad nupcial y estructura del tegumento) se estudiaron en siete Telmatobiinae de Perú central, *Batrachophrynus brachydactylus, B. macrostomus*, *Telmatobius carrillae*, *T. hockingi*, *T. jelskii*, *T. mayoloi* y *T. rimac*, y en la especie chilena *Alsodes montanus,* que se usó a efectos comparativos como grupo externo. Los rasgos del cráneo a menudo varían más fuertemente entre

ejemplares de la misma especie que entre especies, y la extensión de las crestas humerales varía entre los sexos. No hay diferencias osteológicas definidas entre los géneros, y no sólo *Batrachophrynus* sino también *T. carrillae* carecen de dientes maxilares y vomerianos. La morfología palmar, en particular el tipo y número de espículas de las excrescencias nupciales, proporcionan caracteres exclusivos de cada especie y distinguen *Batrachophrynus* (espículas ausentes o no queratinizadas) de *Telmatobius* y *Alsodes* (espículas queratinizadas). La textura de la piel y la histoquímica de las glándulas cutáneas también muestran rasgos exclusivos de cada táxon que permiten identificar *B. macrostomus*, *T. hockingi* y *A. montanus* a nivel de individuo. Todos los taxa de Perú central poseen glándulas serosas con pequeños gránulos (glándulas tipo I), pero *B. brachydactylus, B. macrostomus* y *T. carrillae* carecen de glándulas serosas con gránulos grandes (tipo II), las cuales están presentes en los otros cuatro *Telmatobius*. La ausencia de glándulas serosas de tipo I en *Alsodes montanus* y el poseer glándulas de tipo II pequeñas, distintas a las de *Telmatobius,* corroboran su posición como grupo externo. El análisis filogenético de los tres conjuntos de caracteres apoya claramente la monofilia de *Batrachophrynus* y coloca a *T. carrillae* más cerca de *Batrachophrynus* que de cualquier *Telmatobius*. La comparación con el grupo externo sugiere que varios caracteres distintivos de *Batrachophrynus* (dentición, callosidad nupcial no queratinizada, ausencia de glándulas tipo II) son probablemente estados derivados (reducciones secundarias) y no ancestrales. Si es así, y considerando que *T. mayoloi* (glándulas tipo II raras y no presentes en todos los individuos) e incluso en mayor medida *T. carrillae* (sin dientes y sin glándulas tipo II) muestran tendencias a la reducción similares, *Batrachophrynus* parece haber derivado recientemente de *Telmatobius.* En este caso, reducciones graduales conectarían los Telmatobiinae primitivos del centro de Perú (*T. hockingi, T. jelskii, T. rimac*) a través de *T. mayoloi* y *T. carrillae* hasta *B. brachydactylus* y el más derivado *B. macrostomus*. Aunque no hay duda de que las dos últimas son especies hermanas, su grado de diferenciación respecto a *Telmatobius* puede ser demasiado bajo como para justificar un estatus genérico propio. Más información sobre otras especies y con más conjuntos de caracteres (por ejemplo, datos cariológicos, secuencias de ADN) y, de este modo, un mejor conocimiento de los procesos evolutivos dentro de este peculiar grupo, seguramente ayudarían a asentar la controversia sobre la validez de *Batrachophrynus*.

Palabras clave: *Batrachophrynus*, filogenia, histología, morphología, osteología, *Telmatobius.*

INTRODUCTION

Leptodactylid frogs of the genus *Telmatobius* Wiegmann, 1835, inhabit the whole range of the Andes from Ecuador in the north to Chile/Argentina in the south (CEI, 1986). However, in the high-Andean regions of Central Perú around Lake Junín (FJELDSA, 1983; SINSCH, 1986) two endemic *Telmatobius*-like species have been described as members of the genus *Batrachophrynus* Peters, 1873: the large lake-inhabiting Junín frog *B. macrostomus* and the stout riparian *B. brachydactylus*. PETERS (1873) distinguished *Batrachophrynus* and *Telmatobius* by the presence (T) or absence (B) of maxillary and vomerine teeth. However, *T. brevipalmatus, T. edentatus*, and *T. intermedius* also lack maxillary and vomerine teeth (LYNCH, 1971). Still, additional osteological, morphometric and allozymic evidence supported the generic distinction between *Batrachophrynus* and *Telmatobius* (LYNCH, 1978; SINSCH & JURASKE, 1995; SINSCH *et al.*, 1995). In contrast, the assignment of *B. brachydactylus* to a new monotypic genus *Lynchophrys* (Laurent, 1983) was rejected (SINSCH & JURASKE, 1995; SINSCH *et al.*, 1995). Nevertheless, *Batrachophrynus* and *Telmatobius* require further study to distinguish between the current hypotheses on their relationship: (1) *Batrachophrynus*

represents an independent evolutionary lineage which has separated early from the *Telmatobius* stock and deserves taxonomic distinction at generic level (CEI, 1986; SINSCH & JURASKE, 1995), and (2) *Batrachophrynus* has recently split from *Telmatobius* and does not deserve an own generic status (D. Cannatella, personal communication; CÓRDOVA & DESCAILLEAUX, 2005).

The Central Peruvian *Telmatobius* presently include six semiterrestrial to riparian species: *T. brevirostris* Vellard, 1955, *T. carrillae* Morales, 1988, *T. hockingi* Salas & Sinsch, 1996, *T. jelskii* (Peters, 1873), *T. mayoloi* Salas & Sinsch, 1996, and *T. rimac* Schmidt, 1954 (LEHR, 2005). There is no indication that interpopulational variation of taxa requires a further taxonomic treatment as proposed by VELLARD (1951, 1955), perhaps with the exception of *T. brevirostris,* which is not treated in this paper (LEHR, 2002). Morphometric, allozymic and ecological features clearly support the specific status of the Central Peruvian *Batrachophrynus* and *Telmatobius* taxa, but their phylogenetic relationship remains speculative because morphological characters (e.g. shape, colouration, skull features) are often similar due to convergent adaptations, ancestral character states are unknown and adequate outgroups have not been not considered (LYNCH, 1971; SALAS 1990; SINSCH, 1990; SINSCH & JURASKE, 1995; SINSCH *et al.*, 1995; SALAS & SINSCH, 1996; LEHR, 2002).

The character complexes studied so far in the Central Peruvian Telmatobiinae include quantitative morphometrics of all species, a useful tool to distinguish taxa, and allozyme patterns of some species, to assess the genetic similarity among taxa. Robust phylogenetic conclusions require information on more character complexes of ideally all species and the contrast to an appropriate outgroup. Therefore, we decided to analyse three more character complexes in the two *Batrachophrynus* and in five *Telmatobius* species and in *Alsodes montanus* as a closely related outgroup [WIENS (1993) and LAVILLA (1994) placed *Telmalsodes* Díaz, 1989, in synonymy of *Alsodes*]. Osteological features have been included because they were basic for the distinction of telmatobiine genera (PETERS, 1873; LYNCH, 1971), palmar morphology including nuptial pad characters may add features related to reproductive traits (WIENS, 1993), and integument structure and cutaneous gland histochemistry have been proven to considerably vary among anurans (e.g. DELFINO *et al.*, 1988; ESPARMER, 1994; TOLEDO & JARED, 1995). Aims of this study are (1) to evaluate the contribution of each character complex for taxonomic and phylogenetic purposes, and (2) to test whether the additional information obtained allows a decision between the phylogenetic hypotheses on the *Batrachophrynus/ Telmatobius* relationship.

MATERIALS AND METHODS

We examined a total of 40 adult leptodactylid frogs pertaining to three telmatobiine genera and eight species: (1) *Batrachophrynus brachydactylus* Peters, 1873. Peru: Departamento Junín: brook near Ondores. Four males (URP 203-207), one female (ZFMK 54442), collected by A.W. Salas, March 26, 1992; (2) *B. macrostomus* Peters, 1873. Peru: Departamento Junín: Junín Lake, Carhuamayo, six males (ZFMK 54193, 54195-54198), one female (ZFMK 54194), collected by M. Antignani, February 20, 1992; (3) *Telmatobius carrillae* Morales, 1988. Peru: Departamento Ancash: Yuracyacu. two males (ZFMK 57264, URP 201), one female (ZFMK 57265), collected by A.W. Salas in 1990; (4) *T. hockingi* Salas & Sinsch, 1996. Peru: Departamento Ancash:

Río Sihuas 5 km distant from Sihuas. Three males (URP 114, 117, ZFMK 57260), collected by A.W. Salas, December, 19, 1992; (5) *T. jelskii* (Peters, 1873). Peru: Departamento Junín: Huancayo, Palian, Río Shullcas. Six males, unpreserved, collected by U. Sinsch and V. Canales, February 19-25, 1992; (6) *T. mayoloi* Salas & Sinsch, 1996. Peru: Departamento Ancash: Río Santa, 500 m from Lake Conococha. Two males (URP 107, 108), four females (ZFMK 57258, URP 109-111), collected by E. Turya Castillo, December 29, 1992; (7) *T. rimac* SCHMIDT, 1954. Peru: Departamento Lima: Canta, Obrajillo; Río Chillon. Three males (URP 214, 215, ZFMK 57262), two females (URP 213, ZFMK 57261), collected by A.W. Salas, March 8-9, 1992; (8) *Alsodes montanus* (Lataste, 1902). Chile: Provincia Santiago. Three males (ZMFK 24927, 24947, 24948), and two females (ZMFK 24931, 24932), collected by K. Busse, 1958. These specimens served as outgroup to the Peruvian species. Abbreviations of specimen collections: URP Museo de Historia Natural, Universidad Ricardo Palma, Lima, Perú; ZFMK Zoologisches Forschungsmuseum Alexander Koenig, Bonn, Germany.

For osteological examination, one male and one female per species were cleared and stained following the procedure of DINGERKUS & UHLER (1977), if sufficient material was available. Cartilage was stained blue by alcian blue and bone red by alizarin red S. Cleared carcasses were deposited in the collection of the ZFMK: *Batrachophrynus brachydactylus*, ZFMK 66241, male of 63 mm SVL, ZFMK 66242, female of 68 mm SVL; *B. macrostomus*, ZFMK 54193, male of 138 mm SVL, ZFMK 54194, female of 137 mm SVL; *Telmatobius carrillae*, ZFMK 57264, male of 52 mm SVL, ZFMK 57265, female of 55 mm SVL; *T. jelskii*, ZFMK 66239, male of 61 mm SVL, ZFMK 66239, female of 61 mm SVL; *T. mayoloi*, ZFMK 57258, female of 55 mm SVL, *T. rimac*, ZFMK 57262, male of 71 mm SVL, ZFMK 57261, female of 81 mm SVL; *Alsodes montanus,* ZFMK 24948, male of 63 mm SVL, ZFMK 24932, female of 61 mm SVL.

Description of palmar morphology was based on the males used for clear staining and on the paratype of *T. hockingi* (ZFMK 57260) and the holotype of *T. mayoloi* (URP 109). The degree of keratinization and the number of spicules at the surface of the nuptial pad was quantified at a magnification of 50x by counting 9-19 squares of 1 mm^2. Drawings (by B. Glump) were made using a camera lucida.

For histological examination, a small strip of skin (up to 1 cm^2) was removed from the dorsum each animals and fixed in Bouin´s solution (24 h at 20°C). The tissue pieces were then washed with water for several hours and dehydrated in a graded ethanol series. Dehydration was followed by paraffin or Historesin™ (Jung) embedding and cross sectioning at 10 µm using a Jung RM 2055 rotation microtome. Semithin sections were exposed to either PAS and alcian green to stain mucous secretion (neutral substances stain red, neutral + acidic ones stain blue) or to Harris hemalaun to stain basophilic granules of the serous glands and served for light microscopic examination using an Olympus BX 50 with ocular micrometer.

Skin structure was quantified (1) by measuring the thickness of epidermis, *stratum spongiosum* and *stratum compactum* at a total of 50 sites of at least 10 different sections per individual (magnification: 100-200x), (2) by counting the number of cutaneous glands per 2000 µm in at least 10 different sections per individual, separately for two types each of mucous glands (PAS and alcian green positive or PAS positive and alcian green negative) and serous glands

(small granules = type I, large granules = type II; magnification: 100x), and (3) by measuring maximum width and height of 15 glands per type and individual, if possible (magnification: 100-400x). Representative examples of skin structure and gland histology were photographed using an Olympus PM-10ADS device.

Statistical analyses include ANOVA for the comparison of interspecific means of single parameters and cluster analysis to estimate the phenetic similarity among individuals or species. Cluster analyses were performed on three data sets: (1) individual skin morphometrics using eight variables (total skin thickness, thickness of epidermis, of *stratum spongiosum* and of *stratum compactum*, frequencies of the four types of glands) with 40 observations (= specimens) each; (2) individual gland sizes using eight variables (maximum height and width, respectively, of each gland type) with 28 observations (= specimens) each; (3) skin and gland morphometrics at species level using the above mentioned 16 variables with 8 observations (= averages of each species) each. Ward´s method led to the best resolution of conspecific groups. This method is a hierarchical cluster procedure which calculates the distance between two clusters as the sum of squares between the two clusters summed over all the variables. The city block distance metric (= Manhattan distance) uses the absolute differences of the coordinates for the observations as the distance between the clusters. Phylogenetic analysis of the character states derived from the histochemical gland features was based on the Wagner parsimony method using the program MIX, version 3.5c of package PHYLIP (FELSENSTEIN, 1989). As more than one most parsimonious tree was found, we used the program CONSENSE, version 3.5, of the same package to calculate the majority rule consensus tree. Fork support below 60% was considered as unresolved.

RESULTS

Osteological features

The degree of ossification in skull, sternum and hyobrancial apparatus frequently varied between the two conspecific specimens and was not used as a distinctive character. In all males (except for *Batrachophrynus macrostomus*) humeri possessed large anteroproximal cristae which were poorly developed in females. Most osteological features did not differ among the species due to the wide intraspecific variation (Figs. 1-7). Therefore, a general description of skull, sternum and hyoid features is given and only interspecific deviations that clearly exceeded the intraspecific variation are explicitly mentioned. The description follows the format used in DE LA RIVA & HARVEY (2003).

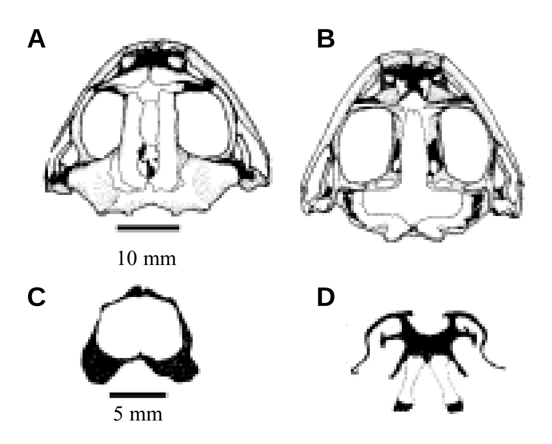


FIGURE 1. Skeleton of a male *Batrachophrynus brachydactylus* (ZFMK 66241). (A) Dorsal view of the skull. (B) Ventral view of the skull. (C) Sternum. (D) Hyoid apparatus. White areas indicate bone, dark ones cartilage; A, B and D same scale.

FIGURA 1. Esqueleto de un macho de *Batrachophrynus brachydactylus* (ZFMK 66241). (A) Vista dorsal del cráneo. (B) Vista ventral del cráneo. (C) Esternón (D) Aparato hioideo. Las áreas blancas indican hueso y las oscuras cartílago; A, B y D a la misma escala.

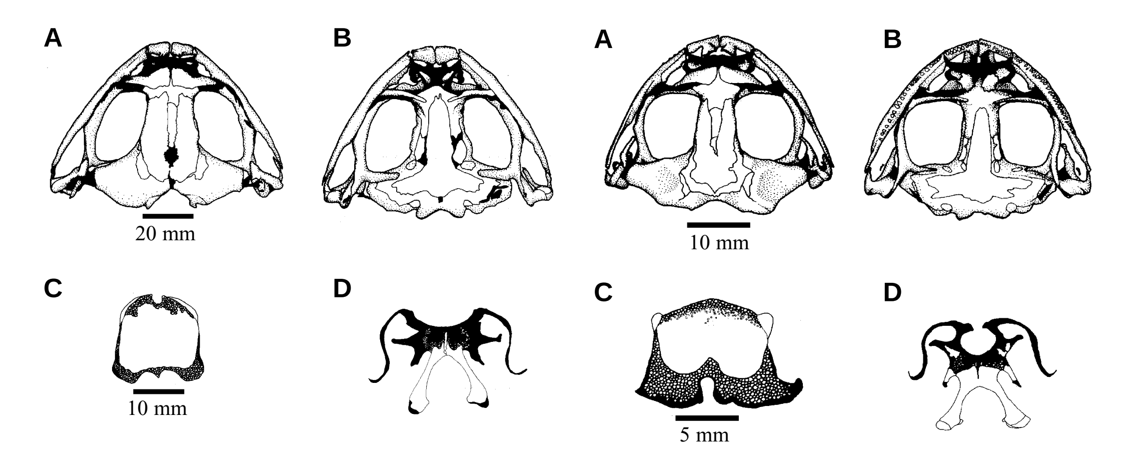


FIGURE 2. Skeleton of a male *Batrachophrynus macrostomus* (ZFMK 54193). (A) Dorsal view of the skull. (B) Ventral view of the skull. (C) Sternum. (D) Hyoid apparatus. White areas indicate bone, dark ones cartilage; A, B and D same scale.

FIGURA 2. Esqueleto de un macho de *Batrachophrynus macrostomus* (ZFMK 54193). (A) Vista dorsal del cráneo. (B) Vista ventral del cráneo. (C) Esternón. (D) Aparato hioideo. Las áreas blancas indican hueso y las oscuras cartílago; A, B y D a la misma escala.

FIGURE 4. Skeleton of a male *Telmatobius jelskii* (ZFMK 66239). (A) Dorsal view of the skull. (B) Ventral view of the skull. (C) Sternum. (D) Hyoid apparatus. White areas indicate bone, dark ones cartilage; A, B and D same scale.

FIGURA 4. Esqueleto de un macho de *Telmatobius jelskii* (ZFMK 66239). (A) Vista dorsal del cráneo. (B) Vista ventral del cráneo. (C) Esternón. (D) Aparato hioideo. Las áreas blancas indican hueso y las oscuras cartílago; A, B y D a la misma escala.

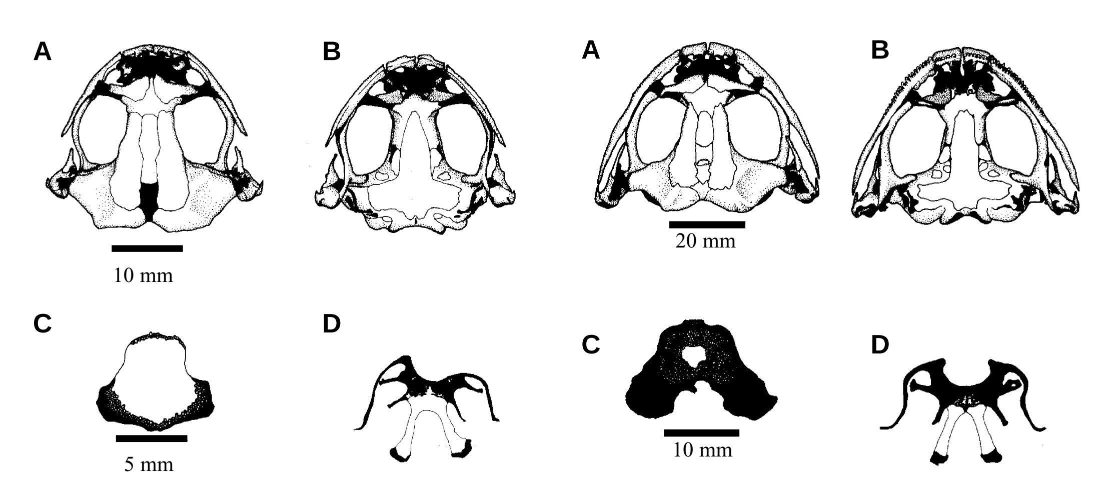


FIGURE 3. Skeleton of a male *Telmatobius carrillae* (ZFMK 57264). (A) Dorsal view of the skull. (B) Ventral view of the skull. (C) Sternum. (D) Hyoid apparatus. White areas indicate bone, dark ones cartilage; A, B and D same scale.

FIGURA 3. Esqueleto de un macho de *Telmatobius carrillae* (ZFMK 57264). (A) Vista dorsal del cráneo. (B) Vista ventral del cráneo. (C) Esternón. (D) Aparato hioideo. Las áreas blancas indican hueso y las oscuras cartílago; A, B y D a la misma escala.

FIGURE 5. Skeleton of a female *Telmatobius mayoloi* (ZFMK 57258). (A) Dorsal view of the skull. (B) Ventral view of the skull. (C) Sternum. (D) Hyoid apparatus. White areas indicate bone, dark ones cartilage; A, B and D same scale.

FIGURA 5. Esqueleto de una hembra de *Telmatobius mayoloi* (ZFMK 57258). (A) Vista dorsal del cráneo. (B) Vista ventral del cráneo. (C) Esternón. (D) Aparato hioideo. Las áreas blancas indican hueso y las oscuras cartílago; A, B y D a la misma escala.

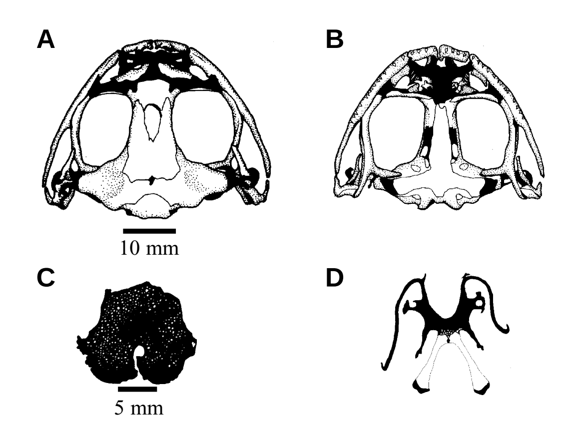


FIGURE 6. Skeleton of a male *Telmatobius rimac* (ZFMK 57262). (A) Dorsal view of the skull. (B) Ventral view of the skull. (C) Sternum. (D) Hyoid apparatus. White areas indicate bone, dark ones cartilage; A, B and D same scale.

FIGURA 6. Esqueleto de un macho de *Telmatobius rimac* (ZFMK 57262). (A) Vista dorsal del cráneo. (B) Vista ventral del cráneo. (C) Esternón. (D) Aparato hioideo. Las áreas blancas indican hueso y las oscuras cartílago; A, B y D a la misma escala.

Skull moderately depressed in all species but *B. macrostomus* and *Telmatobius mayoloi* (strongly depressed); skull width slightly exceeds length, only the *B. macrostomus* skull considerably broader than long (Fig. 2A); well ossified; sphenethmoid well ossified, broadly exposed dorsally, anterior portion reaching anterior border of nasals, but not in *T. rimac* (Fig. 6A); prootic fused with exoccipitals; *crista parotica* cartilaginous, absent in *Alsodes montanus* (Fig. 7A); frontoparietals fused posteriorly, but not in *T. carrillae* (Fig. 3A) and *T. mayoloi* (Fig. 5A); frontoparietal fenestra long and narrow; nasals subtriangular, elongate to broad, in broad contact with the sphenethmoid, but not in *T. rimac* (Fig. 6A); maxillary process of nasal not reaching *pars facialis* of maxilla; palatines long and in contact laterally with pterygoid and medially with sphenethmoid, whereas they are small in *T. mayoloi* (Fig. 5B) and absent in *T. carrillae* (Fig. 3B), broadly separated (slightly in *A. montanus*, Fig. 7B) and not reaching anterior terminus of cultriform process of parasphenoid; parasphenoid robust, cultriform process not reaching level of the vomers; *alae* of parasphenoid large, almost perpendicular to cultriform process; pterygoid well developed and robust, anterior and posterior rami forming sinuous brace between maxilla and otic capsule; medial ramus of pterygoid long, slightly contacting prootic; maxillary arch complete; quadratojugal moderately long, contacting maxilla, but not in *A. montanus* (Fig. 7A, B) and in *T. carrillae* (Fig. 3A, B); palatoquadrate cartilage invested by the quadratojugal, posterior ramus of pterygoid, and ventral ramus of squamosal; otic ramus of squamosal short; zygomatic ramus long to moderate long; maxilla and premaxilla dentate, but not in *Batrachophrynus* spp. (Figs. 1B, 2B) and *T. carrillae* (Fig. 3B); teeth pointed, fang-like, if present; alary

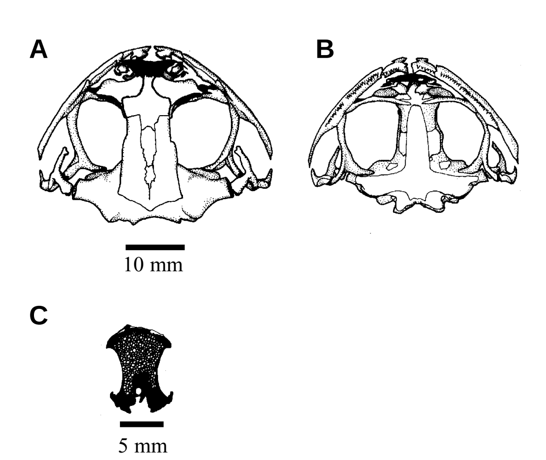


FIGURE 7. Skeleton of a male *Alsodes montanus* (ZFMK 24948). (A) Dorsal view of the skull. (B) Ventral view of the skull. (C) Sternum. White areas indicate bone, dark ones cartilage; A and B same scale.

FIGURA 7. Esqueleto de un macho de *Alsodes montanus* (ZFMK 24948). (A) Vista dorsal del cráneo. (B) Vista ventral del cráneo. (C) Esternón. Las áreas blancas indican hueso y las oscuras cartílago; A y B a la misma escala.

process of premaxilla short to moderately long, rounded to acuminate; vomers small to moderately large; dentigerous process of vomer each bearing fang-like teeth, one in *T. mayoloi*, two in *T. jelskii*, three in *T. rimac* and in *A. montanus*.

Sternum bilobed, but not in *T. carrillae* (Fig. 3C), partially calcified, varying from almost uncalcified to about 80% calcified in *T. carrillae* and in *T. jelskii*; hyoid plate wider than long, bases of posterolateral processes cartilaginous, slightly calcified in *T. jelskii* (Fig. 4D); hyale long, sinuous, bearing short anterior processes (in *T. carrillae* only present in female); anterolateral processes moderately long, more straight than curved posteriorly, frequently expanded distally; posterolateral processes straight, as long as anterolateral processes, barely expanded, partially ossified only in *T. jelskii* (Fig. 4D); posteromedial processes long, moderately expanded distally, well ossified.

Palmar morphology

In all species webbing on hands was absent (Fig. 8). In *Batrachophrynus* spp. the relative finger length was III > IV > I > II, whereas in *Alsodes montanus* and in *Telmatobius* spp. the first finger was longer than the fourth: III > I > IV > II. In males, nuptial excrescences were always present on finger I, but only in *A. montanus* they extended to fingers II and III.

B. macrostomus differed from the other species by the extraordinary length of its slender fingers, the absence of subarticular and metacarpal turbercles and nuptial pads formed by brown, slightly elevated rough skin completely lacking keratinized spicules. The nuptial excrescences in *B. brachydactylus* were more sculputured than in *B. macrostomus*, but the 233 (range: 208-254) spicule-like, minute skin elevations per mm were also unkeratinized. In contrast,

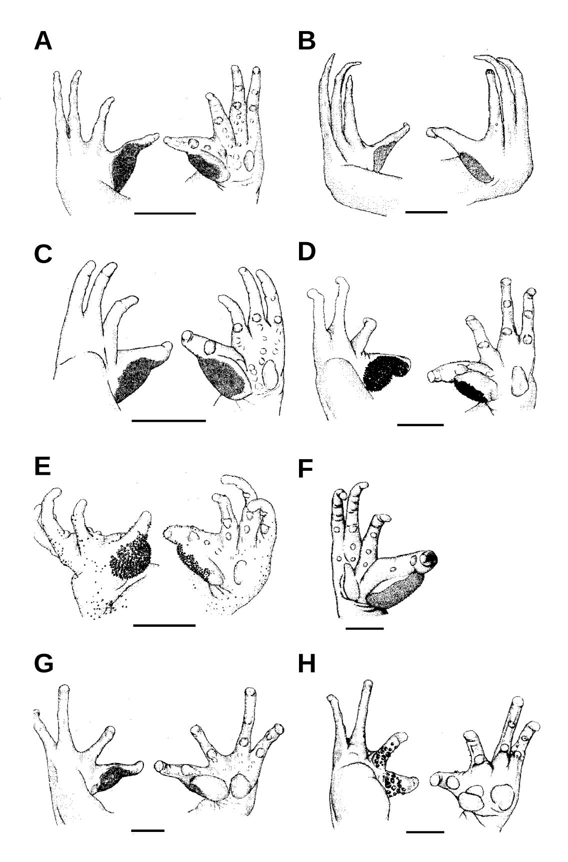


FIGURE 8. Dorsal (left) and ventral (right) view on the palmar surfaces of males of eight telmatobine species. (A) *Batrachophrynus brachydactylus*. (B) *B. macrostomus*. (C)*Telmatobius carrillae*. (D) *T. hockingi*. (E) *T. jelskii*. (F) *T. mayoloi*. (G) *T. rimac*. (H) *Alsodes montanus*. Bar length 10 mm (except for B, 20 mm).

FIGURA 8. Vistas dorsal (izquierda) y ventral (derecha) de las superficies palmares de machos de ocho especies de Telmatobiinae. (A) *Batrachophrynus brachydactylus*. (B) *B. macrostomus*. (C)*Telmatobius carrillae*. (D) *T. hockingi*. (E) *T. jelskii*. (F) *T. mayoloi*. (G) *T. rimac*. (H) *Alsodes montanus*. Longitud de la barra 10 mm (excepto en B, 20 mm).

nuptial pads of all *Telmatobius* spp. were covered with numerous keratinized spicules of different size: *T. carrillae* 217/mm^2 (196-243) > *T. mayoloi* 188/mm^2 (180-209) > *T. rimac* 55/mm^2 (45-67) > *T. hockingi* 40/mm^2 (36-43) > *T. jelskii* 17/mm^2 (13-22). Palmar surface was smooth in the *Telmatobius* spp. except for *T. jelskii* in which

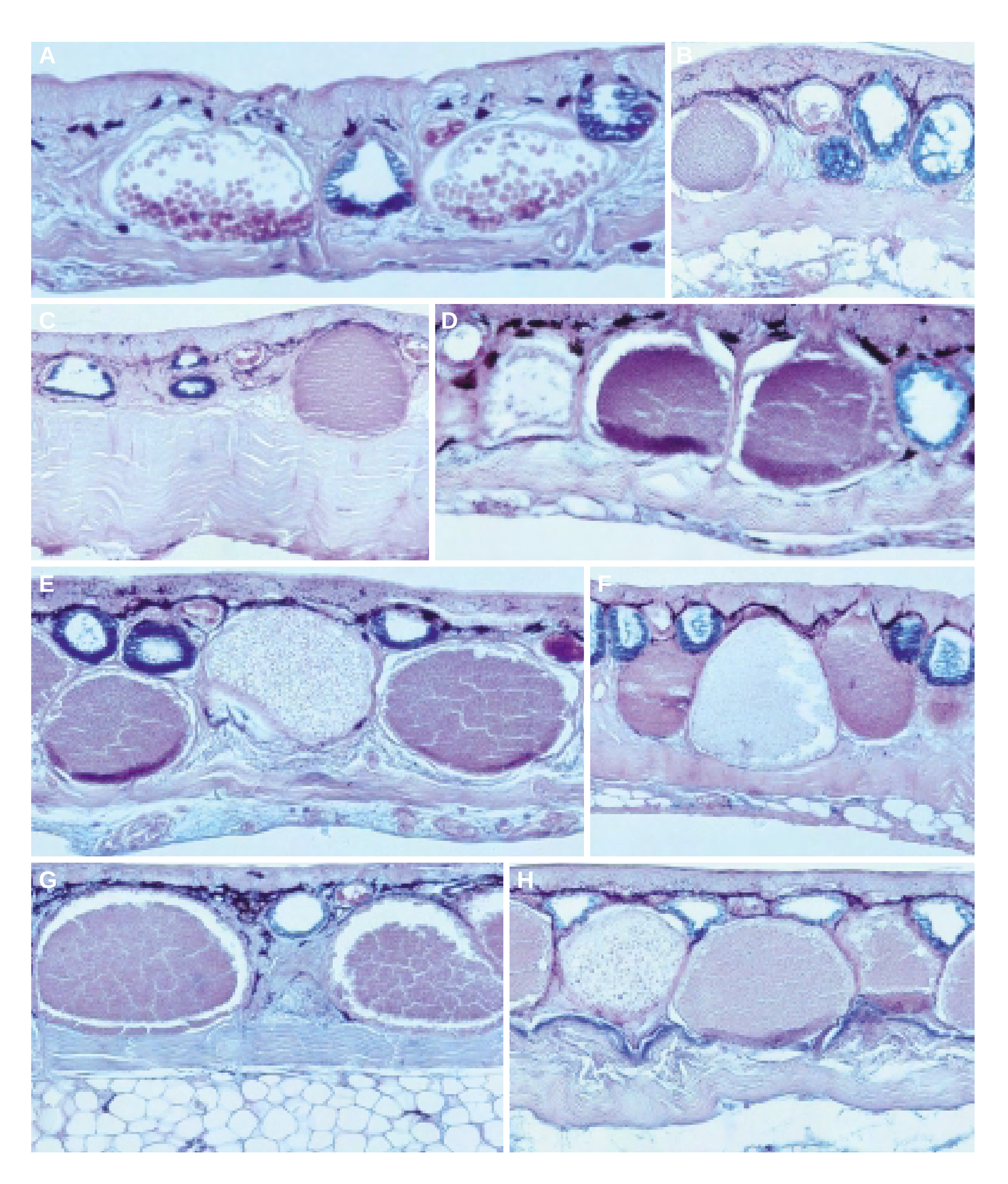


FIGURE 9. Light microscopic view (100x) of semi-thin sections of the dorsal skin of eight telmatobiine frog species. (A) *Alsodes montanus*. (B) *Batrachophrynus brachydactylus*. (C) *B. macrostomus*. (D) *Telmatobius carrillae*. (E) *T. hockingi*. (F) *T. jelskii*. (G) *T. mayoloi*. (H) *T. rimac*. Stain: PAS + alcian green.

FIGURA 9. Vista al microscopio óptico (100x) de secciones semifinas de piel dorsal de ocho especies de Telmatobiinae. (A) *Alsodes montanus*. (B) *Batrachophrynus brachydactylus*. (C) *B. macrostomus*. (D) *Telmatobius carrillae*. (E) *T. hockingi*. (F) *T. jelskii*. (G) *T. mayoloi*. (H) *T. rimac*. Tinción: PAS + verde alcián.

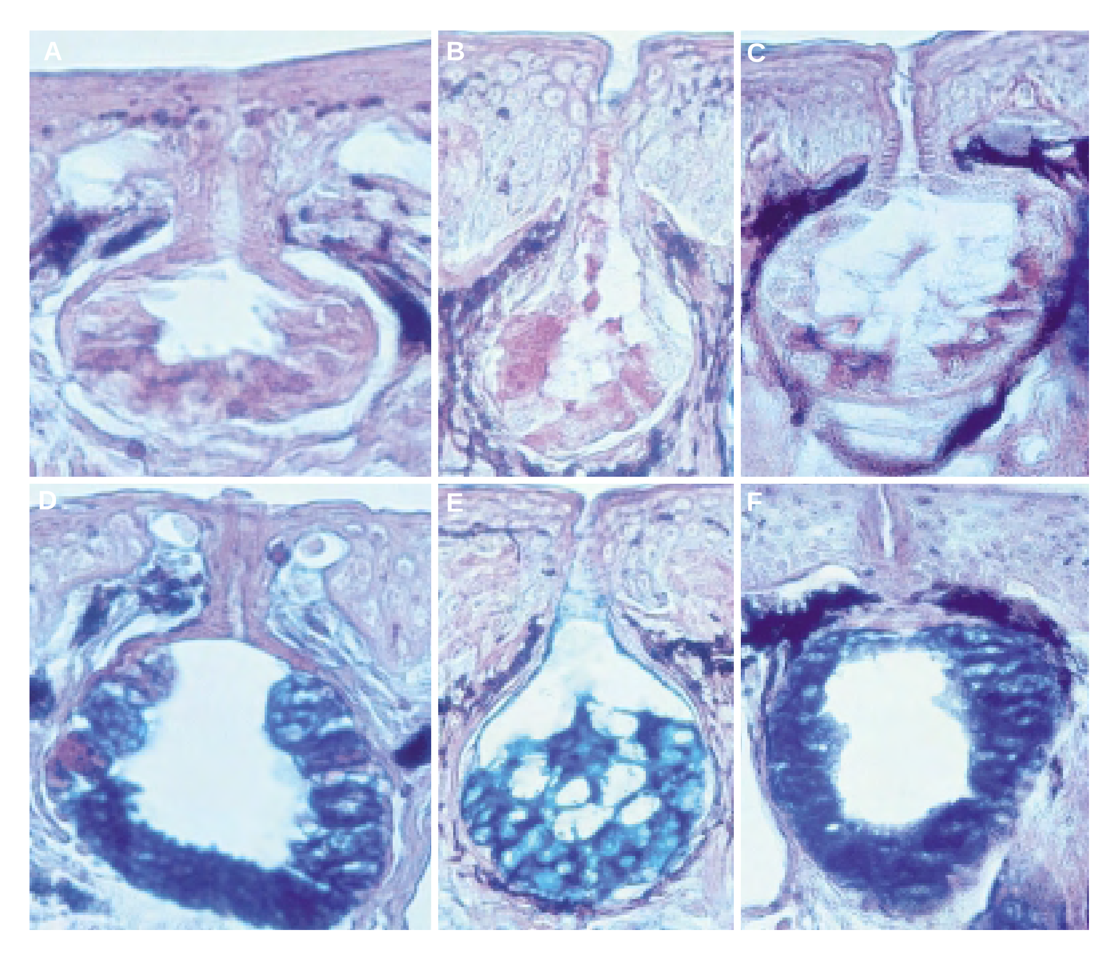


FIGURE 10. Light microscopic view (400x) of mucous cutaneous glands of three telmatobiine frog genera. Type I: PAS positive, alcian green negative: (A) *Alsodes montanus*, (B) *Batrachophrynus brachydactylus*, (C) *Telmatobius jelskii*. Type II: PAS positive, alcian green positive: (D) *Alsodes montanus*, (E) *Batrachophrynus brachydactylus*, (F) *Telmatobius hockingi.*

FIGURA 10. Vista al microscopio óptico (400x) de glándulas cutáneas mucosas en especies de tres géneros de Telmatobiinae. Tipo I: PAS positivo, verde alcián negativo: (A) *Alsodes montanus*, (B) *Batrachophrynus brachydactylus*, (C) *Telmatobius jelskii*. Tipo II: PAS positivo, verde alcián positivo: (D) *Alsodes montanus*, (E) *Batrachophrynus brachydactylus*, (F) *Telmatobius hockingi.*

dorsal skin was covered with many keratinized spicules. The males of this species also differed from the other by having a large number of keratinized spicules distributed over breast and the ventral skin of the forelimbs. *Alsodes montanus* males were easily distinguished from the Central Peruvian taxa by the extension of the nuptial pads over three fingers, the large size of the conical spicules and the two strongly keratinized pectoral patches with further spicules. Due to the size of the spicules there were only about 1-3 spicules per mm^2.

Skin morphometrics

The features of the dorsal skin of the eight

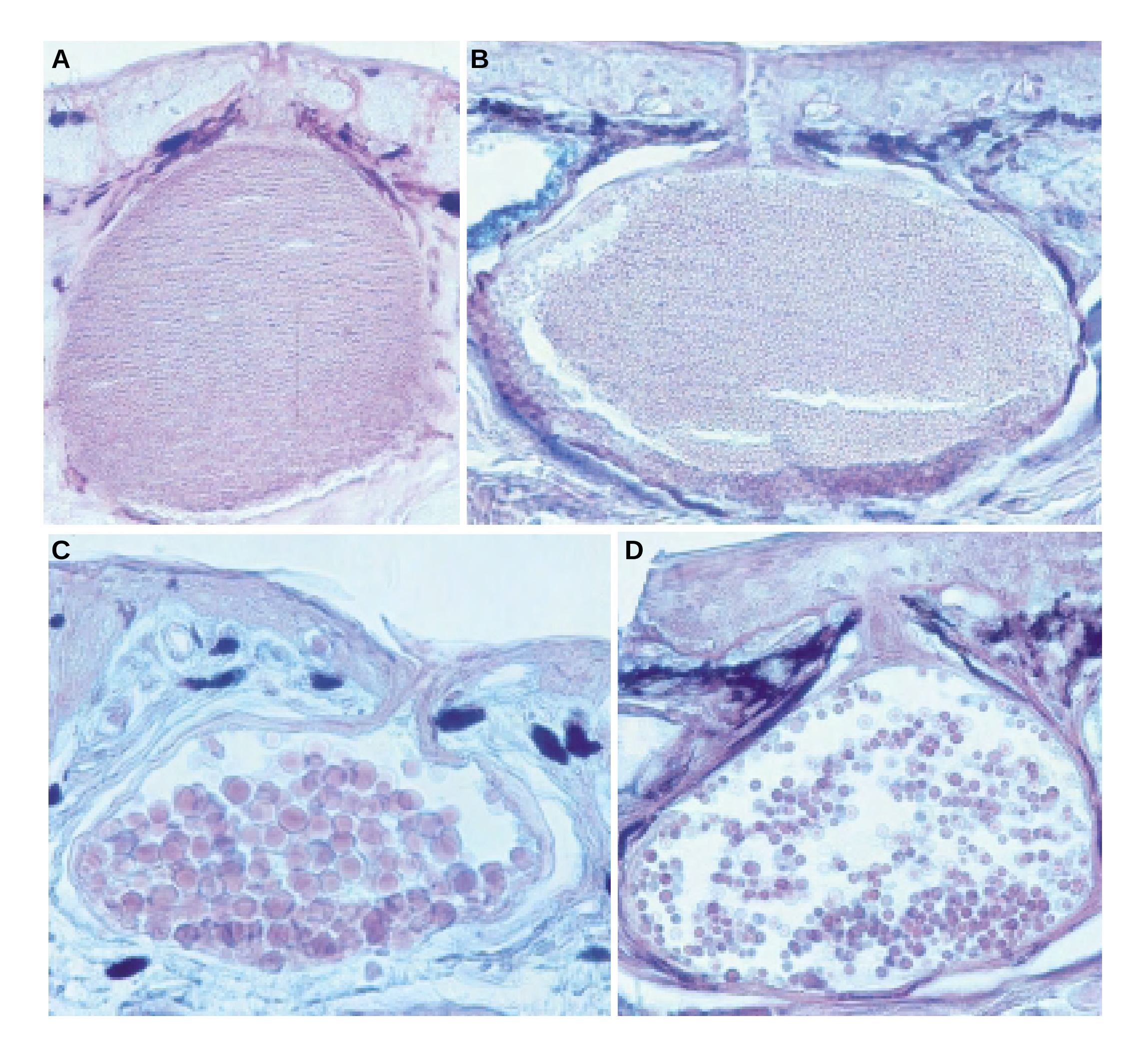


FIGURE 11. Light microscopic view (400x) of serous cutaneous glands of three telmatobiine frog genera. Type I: glands with small granules (absent in *Alsodes*): (A) *Batrachophrynus macrostomus*, (B) *Telmatobius rimac*. Type II: glands with large granules (absent in *Batrachophrynus*): (C) *Alsodes montanus*, (D) *Telmatobius rimac.* Stain: PAS + alcian green.

FIGURA 11. Vista al microscopio óptico (400x) de glándulass cutáneas serosas en especies de tres géneros de Telmatobiinae. Tipo I: glándulas con pequeños gránulos (ausentes en *Alsodes*): (A) *Batrachophrynus macrostomus*, (B) *Telmatobius rimac*. Tipo II: glándulas con gránulos grandes (aunsentes en *Batrachophrynus*): (C) *Alsodes montanus*, (D) *Telmatobius rimac.* Tinción: PAS + verde alcián.

species did not deviate from the general structure of the anuran integument (FOX, 1994): a thin epidermis and a broad dermis which comprises a *stratum spongiosum* with mucous and serous glands with intraepidermal ducts and a *stratum compactum* (Fig. 9). Two types of mucous glands (PAS positive, but alcian green negative; PAS and alcian green positive) (Fig. 10) were present in all species and one or two types of mature serous glands (either with small, type I, or large granules, type II) (Fig. 11).

TABLE 1. Species-specific averages (± standard error) of skin and cutaneous gland morphometrics of eight telmatobiine frog species. The frequency of gland types is given as N/2 mm. All measurements are in µm.

TABLA 1. Medias (± error estándar) de valores morfométricos de la piel y de las glándulas cutáneas de ocho especies de Telmatobiinae. La frecuencia de cada tipo de glándulas es dada como N/2 mm. Todas las medidas en µm.

		Batrachophrynus brachydactylus	*Batrachophrynus macrostomus*	*Telmatobius carrillae*	*Telmatobius hockingi*	*Telmatobius jelskii*	*Telmatobius mayoloi*	*Telmatobius rimac*	*Alsodes montanus*
Skin, total		194 ± 5	397 ± 6	182 ± 6	354 ± 5	356 ± 5	342 ± 14	312 ± 6	209 ± 2
Epidermis		49 ± 2	35 ± 1	46 ± 2	45 ± 1	40 ± 1	34 ± 1	31 ± 1	36 ± 1
Stratum spongiosum		78 ± 3	126 ± 4	68 ± 5	230 ± 5	206 ± 5	185 ± 12	133 ± 5	112 ± 3
Stratum compactum		68 ± 3	237 ± 5	67 ± 4	79 ± 4	111 ± 4	98 ± 2	147 ± 3	62 ± 1
Mucous gland PAS+, Alc-	freq.	2.4 ± 0.1	1.7 ± 0.1	2.7 ± 0.1	2.6 ± 0.1	3.6 ± 0.1	2.8 ± 0.1	5.6 ± 0.2	3.2 ± 0.1
	height	54 ± 4	57 ± 4	59 ± 2	64 ± 2	53 ± 2	52 ± 1	48 ± 2	46 ± 2
	width	64 ± 2	76 ± 2	69 ± 2	74 ± 3	57 ± 1	77 ± 2	70 ± 1	69 ± 2
Mucous gland PAS+, Alc+	freq.	8.0 ± 0.6	5.6 ± 0.2	7.5 ± 0.4	7.5 ± 0.4	11.4 ± 0.2	8.9 ± 0.2	8.0 ± 0.3	5.0 ± 0.1
	height	85 ± 4	95 ± 3	94 ± 4	102 ± 4	83 ± 3	90 ± 4	75 ± 3	87 ± 4
	width	105 ± 3	124 ± 4	119 ± 5	124±6	92 ± 3	105 ± 3	110 ± 4	125 ± 4
Serous gland, small granules	freq.	0.5 ± 0.1	0.3 ± 0.1	2.5 ± 0.6	7.1 ± 0.7	9.0 ± 0.3	2.6 ± 0.5	5.4 ± 0.3	0
	height	142 ± 6	220 ± 9	182 ± 12	221 ± 12	232 ± 13	257 ± 25	191 ± 11	–
	width	176 ± 10	232 ± 11	203 ± 13	211 ± 11	215 ± 7	276 ± 12	235 ± 6	–
Serous gland, large granules	freq.	0	0	0	0.4 ± 0.1	1.2 ± 0.1	0.1 ± 0.1	0.8 ± 0.1	4.2 ± 0.2
	height	–	–	–	205 ± 21	291 ± 15	362 ± 40	184 ± 11	94 ± 6
	width	–	–	–	224 ± 12	250 ± 9	207 ± 9	222 ± 9	157 ± 10

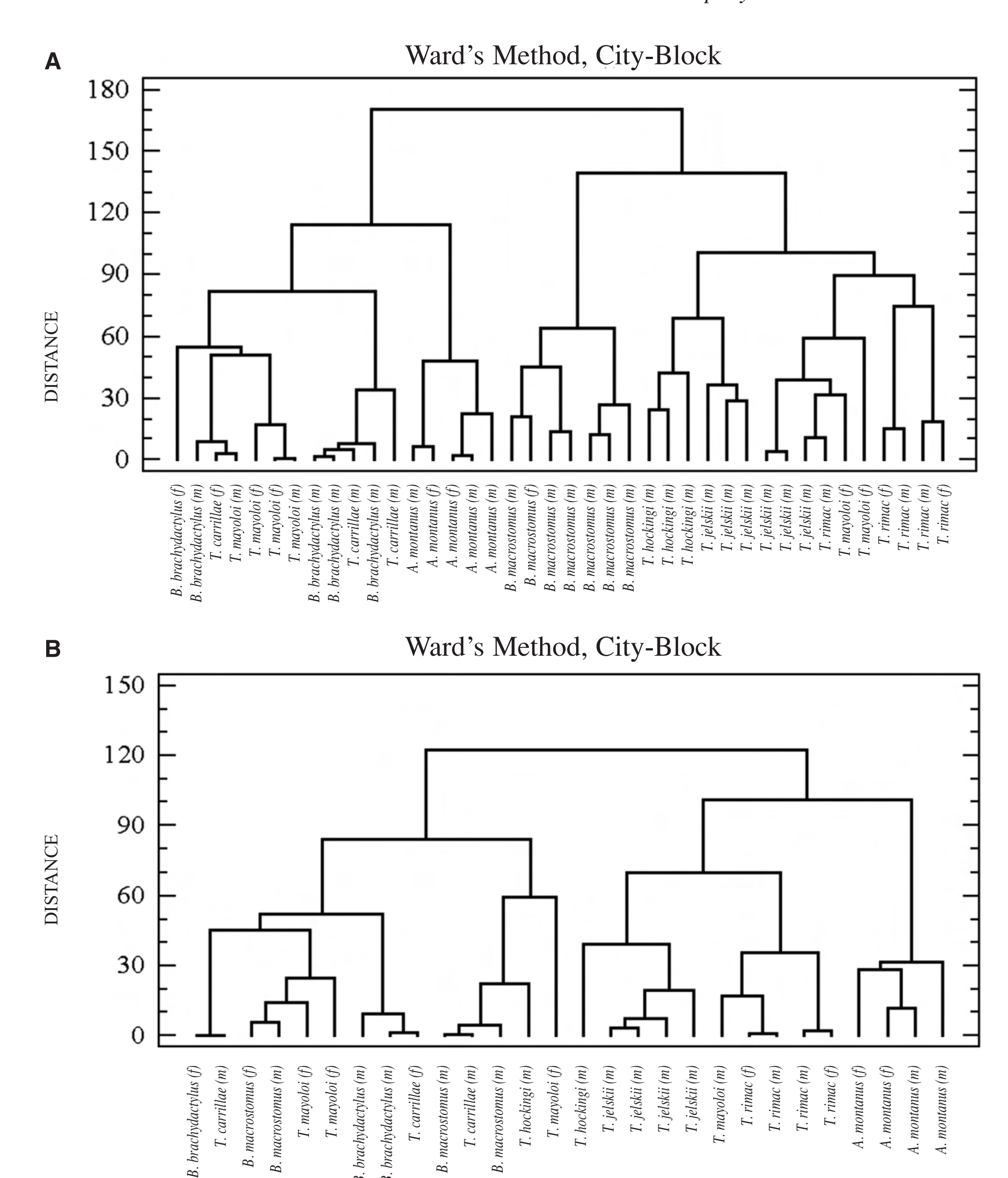
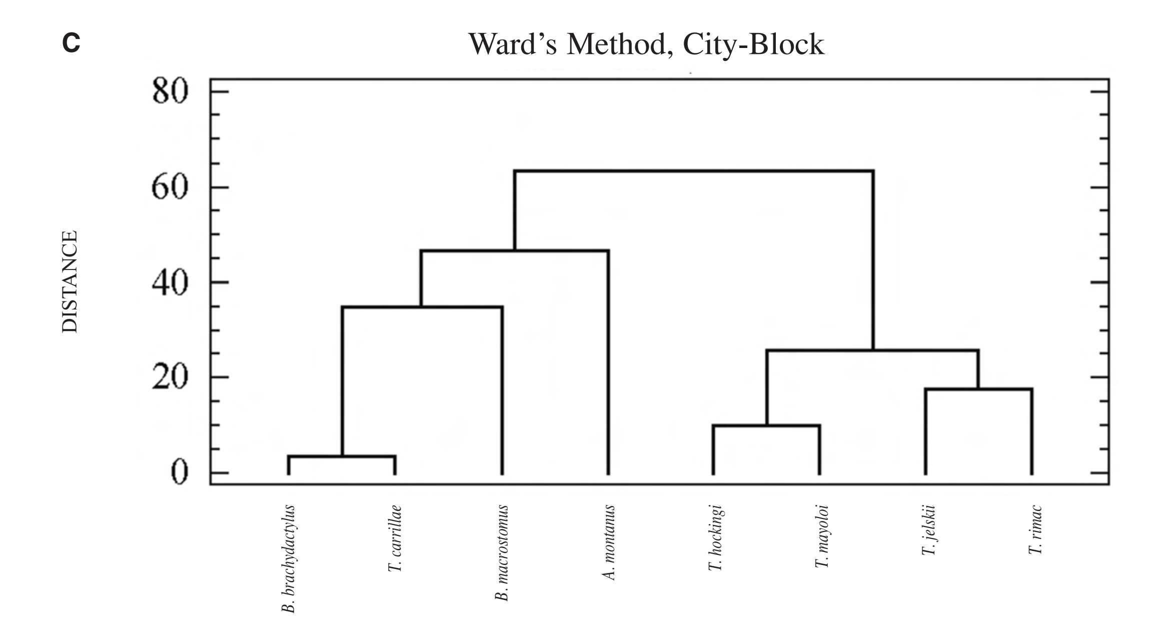


FIGURE 12. (A) Cluster analysis of individual skin features (thickness of skin layers, frequency of gland types). (B) Cluster analysis of individual gland sizes (maximum width and height of each gland type). (C, next page) Cluster analysis of species-specific skin and gland features. f: female, m: male.

FIGURA 12. (A) Análisis de agrupamiento de caracterísicas individuales de la piel (grosor de capas de la piel, frecuencia de tipos de glándulas). (B) Análisis de agrupamiento de tamaños individuales de glándulas (anchura y altura máxima de cada tipo de glándula). (C, página siguiente) Análisis de agrupamiento de características de la piel y las glándulas exclusivas de cada especie. f: hembra, m: macho.



Quantitative skin morphometrics demonstrated that there were no sex-specific differences, but remarkable intra-and interspecific variation with respect to the thickness of the different layers and the frequency of gland types (Table 1). Despite the intraspecific variation of parameters, all individuals of *Alsodes montanus, Batrachophrynus macrostomus* and *Telmatobius hockingi*, respectively, formed separate branches when submitted to a cluster analysis (Fig. 12A). The distinction of *A. montanus* frogs from all other species was based on the high frequency of type II serous glands and the absence of type I serous glands which were present in all *Batrachophrynus* and *Telmatobius*. In contrast, *B. macrostomus* frogs were characterized by a *stratum compactum* which was 2-4 times broader than in all other species, by a very low frequency of type I serous glands (not present in all specimens!), and by the absence of type II serous glands. *T. hockingi* and *T. jelskii* specimens shared many features such as a broad *stratum spongiosum* and a high frequency of type I serous glands which distinguished both from all other taxa. However, the *stratum spongiosum* of *T. hockingi* was broader than that of *T. jelskii*, and the type I gland frequency significantly lower. In *Batrachophrynus brachydactylus, Telmatobius carrillae, T. jelskii, T. mayoloi* (type II serous glands not present in all specimens!) and in *T. rimac* the intraspecific variation of morphometric features exceeded the interspecific variation. Thus, at the level of individuals three species are diagnosable using the thickness of skin layers and frequency of gland types.

In contrast, the size of glands provided less information to distinguish among the taxa at the level of the individuals (Fig. 12B). Only *Alsodes montanus* specimens formed a separate branch because type II serous glands were considerably smaller than those of any other taxon. The remaining branches of the dendrogram did not show conspecific or sex-specific associations of specimens. In conclusion, gland morphometrics are too similar among seven of the eight taxa to permit an unequivocal diagnosis. Still, *A.*

montanus did not only differ from all other taxa by skin layer features and gland type frequencies but also by the size of the type II serous glands.

At the level of species, several parameters significantly differed among the eight species (ANOVA, multiple range test with Bonferroni correction, $p < 0.05$; Table 1). Subsequent cluster analysis demonstrated that taxa considerably varied among each other but that the differentiation between *B. brachydactylus* and *T. carrillae* was low (Fig.12C). The main branches of the phenogram separated the species with one type of serous gland from those with two.

Gland histochemistry

In all species, two types of mucous glands were detected, one characterized by exclusively neutral staining substances, another with simultaneously neutral and acidic material, as evidenced by their histochemical reaction to PAS and alcian green (Fig. 10). All mucous glands observed could be classified to one of these types. The mucous gland types did not significantly vary among species in size, but the alcian-green-negative mucous glands were generally smaller than the alcian-green-positive ones.

Serous glands differed in histochemical reaction to Harris hemalaum and to PAS, and also in the size of the granules (Fig. 11). Type I serous glands were present in the two *Batrachophrynus* spp. and the five *Telmatobius* spp., and absent in *Alsodes montanus*. The dense granules of these glands stained strongly basophilic in six species, but not in *B. macrostomus*. In contrast, these glands were PAS positive and alcian green negative in all seven species (staining red, see colour plates). Type II serous gland were detected in *T. hockingi, T. jelskii, T. mayoloi, T. rimac* and in *A. montanus*. In the latter, granules were considerably larger and glands significantly smaller than in the *Telmatobius* spp., and only neutral material was detected. In *Telmatobius*, glands underwent a maturation process concerning granule size and histochemical reaction, and therefore, we exclusively refer to the features of mature type II glands. The *Telmatobius* granules always included basophilic substances, whereas neutral ones were restricted to *T. jelskii* and *T. rimac*. All type II glands stained PAS positive and alcian green negative. We never observed glands intermediate between type I and type II with respect to granule size or histochemistry. Thus, two serous gland types were present in four species (*T. hockingi, T. jelskii, T. mayoloi, T. rimac*), exclusively type I glands in three species *(B. brachydactylus, B. macrostomus, T. carrillae*) and exclusively type II glands in *A. montanus*.

The histochemical features of the cutaneous glands were used to generate an array of taxon-specific, but unordered character states (Table 2). Polarization intended by the use of the outgroup *A. montanus* is doubtful because the observed differences between type II gland features in this species and in *Telmatobius* may indicate that they are not homologous. The consensus tree derived from the nine most parsimonious Wagner trees obtained and rooted by the outgroup significantly resolved two major clades (fork support: 1.00), one consisting of *Batrachophrynus* and *T. carrillae*, and one including the other four *Telmatobius* (Fig. 13). Relationships within the *Batrachophrynus* clade were not resolved (fork support: 0.33). In contrast, sister group relationship between *T. hockingi and T. mayoloi* was strongly supported (fork support: 1.00) within the *Telmatobius* clade, but relationship with *T. jelskii* and *T. rimac* remained obscure (fork support: 0.33).

TABLE 2. Character states of the cutaneous gland features of eight telmatobiine frog species. For details see text.

TABLA 2. Estados de carácter de rasgos de las glándulas cutáneas de ocho especies de Telmatobiinae. Para detalles, véase texto.

	Batrachophrynus brachydactylus	*Batrachophrynus macrostomus*	*Telmatobius carrillae*	*Telmatobius hockingi*	*Telmatobius jelskii*	*Telmatobius mayoloi*	*Telmatobius rimac*	*Alsodes montanus*
Mucous gland PAS+, Alc-	present	present	present	present	present	present	present	present
Mucous gland PAS+, Alc+	present	present	present	present	present	present	present	present
Number of serous gland types	one	one	one	two	two	two	two	one
Serous gland, small granules	present	present	present	present	present	present	present	absent
Small granules, basophilic material	yes	no	yes	yes	yes	yes	yes	–
Small granules, neutrophilic material	yes	yes	yes	yes	yes	yes	yes	–
Serous glands (S) present in all individuals	yes	no	yes	yes	yes	yes	yes	–
Serous gland, large granules	absent	absent	absent	present	present	present	present	present
Large granules, basophilic material	–	–	–	yes	yes	yes	yes	no
Large granules neutrophilic material	–	–	–	no	no	yes	yes	yes
Serous glands (L) present in all individuals	–	–	–	no	yes	no	yes	yes

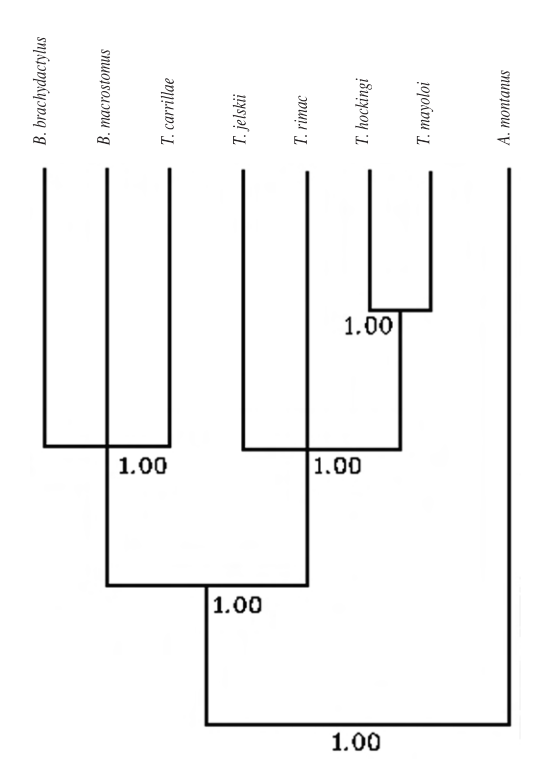


FIGURE 13. Majority rule consensus tree of the nine most parsimonius Wagner trees obtained using the histochemical gland character states summarized in Table 2.

FIGURA 13. Árbol de consenso de los nueve árboles de Wagner más parsimoniosos obtenidos a partir de los caracteres histoquímicos glandulares recogidos en la Tabla 2.

DISCUSSION

Previous studies on the relationship between *Batrachophrynus* and *Telmatobius* suggested a close affinity among the two *Batrachophrynus* species and some heterogeneity within Central Peruvian *Telmatobius* with two species, *T. carrillae* and to a somewhat lesser degree *T. mayoloi* bridging towards *Batrachophrynus* (MORALES, 1988; SINSCH & JURASKE, 1995; SALAS & SINSCH, 1996). The deviating view of LAURENT (1983) on *Batrachophrynus* was too poorly founded (as discussed in SINSCH *et al*., 1995) to receive acceptance. Still, it remains unresolved whether *Batrachophrynus* have early separated from the stock leading to present *Telmatobius* or are a strongly derived lineage adapted to high altitudes and recently derived from *Telmatobius*. This is due to the fact that the analysis of telmatobiine allozyme patterns did neither include the two bridging species nor an appropriate outgroup (SINSCH & JURASKE, 1995). Therefore, we first evaluate the power of the three character complexes surveyed in this study to provide distinctive features for the classification and then attempt to distinguish between ancestral and derived character states to approach phylogenetic relationships.

Osteology

An unexpectedly poor resolution among species resulted from osteological examination of 13 specimens pertaining to seven species. LYNCH (1971) based his diagnostic definition of genera on only one specimen each of *B. macrostomus, Telmatobius hauthali* and *T. marmoratus*, and therefore, did not realize that many osteological characters show a considerable intraspecific variation (LOBO GAVIOLA, 1989; WIENS, 1993; E.O. Lavilla, personal communication). Moreover, humerus morphology differed between sexes in riparian species, but not in the lake-inhabiting *B. macrostomus*. A further indication for convergent adaptation to the same type of habitat is the flat head of this species, a feature shared with *T. mayoloi* which inhabit slowly running streams. Finally, the osteological descriptions of *T. simonsi* and *T. sibiricus* from Bolivia, and of seven *Telmatobius* spp. from Northern Peru are very similar to those of the Central Peruvian species (WIENS, 1993; DE LA RIVA & HARVEY, 2003). So which osteological characters remain to distinguish between *Batrachophrynus* and *Telmatobius*? None, as

the absence of maxillary and vomerine teeth also occurs in some *Telmatobius* spp. including *T. carrillae*. If we assume that the ancestral state of dentition is the presence of maxillary, premaxillary and vomerine teeth, as suggested by the outgroup *A. montanus*, edentate maxilla and vomer are the derived state. Secondary reduction of dentition has also been observed in the vomerine teeth of some individuals of *T. brevipes*, *T. degener* and *T. truebae* from Northern Peru, and the loss of premaxillary teeth is a unique feature of *T. degener* (WIENS, 1993). Complete or partial loss of dentition has probably occurred independently in several evolutionary lineages and does not indicate close phylogenetic relationship. In conclusion, a reliable generic distinction between *Batrachophrynus* and *Telmatobius,* which is based on osteological features, is not possible.

Nuptial pad morphology

Nuptial excrescences on fingers and, sometimes, on the pectoral region of males (e.g. *T. jelskii, Alsodes* spp.) aid in stabilizing the amplexus. In fast running streams the contribution of such accessory structures is probably greater than in slow running ones or lakes. If these ecological constraints significantly influence reproductive traits, graded differences in the palmar morphology of riparian and lake-dwelling species should be expected. Indeed, male nuptial excrescences provide characters which distinguish among species, as also observed by WIENS (1993). Male nuptial characters also permit a distinction of the three genera and the polarization of character states. Keratinized nuptial excrescences are reported not only for the Central Peruvian *Telmatobius* but also for those from Northern Peru and Boliva (e.g. WIENS, 1993; DE LA RIVA & HARVEY, 2003). The presence of keratinized spicules seems to be the ancestral state present in *Telmatobius* and *Alsodes*. The unusual nuptial pads without spicules in *B. macrostomus* and with unkeratinzed spines in *B. brachydactylus* suggest a progressive reduction of asperity, a most probably derived state. The size and density of spicules, extension of the nuptial excrescence, and the presence/absence of the pectoral spiny patch (LYNCH, 1978; WIENS, 1993) distinguish between *Telmatobius* and *Alsodes*. The graded variation of spine size and density within *Telmatobius* may be related to water flow in their specific habitats, but this hypothesis has to be tested in further studies. Thus, palmar morphology of males offers diagnostic features for species identification as well as information on evolutionary changes in character states.

Integument histology

The pluricellular, intradermal glands are peculiar features of the amphibian skin and belong to the set of adaptations that evolved with the transition from freshwater to subaerial environments (TOLEDO & JARED, 1995). All anurans seem to possess two types of cutaneous glands, the alveolar mucous and serous glands (FOX, 1994). NEUWIRTH *et al.* (1979) and DALY *et al.* (1987) suggest that serous glands are shared primitive characters among amphibians with an original function probably other than poison production. Polymorphism of serous glands is not restricted to *Telmatobius* (this study), but has already been observed in *Bombina pachypus* (Bombinidae) (DELFINO, 1977; HEIN & SINSCH, 1995) and in *Phyllomedusa hypochondrialis* and *P. sauvagei* (Hylidae) (DELFINO *et al.*, 1998). These non-leptodactylid species possess serous glands, which in light microscopic view contain either small dense granules or moderately large, opaque granules and thus, structurally resemble those detected in *Telmatobius*. However, only one type of serous gland is present in most species studied so far.

Skin structure and gland histochemistry provided non-traditional, but valuable features which are useful to distinguish the telmatobiine taxa. The only species pair that was not resolved by these features was *B. brachydactylus* and *T. carrillae*, another indication of the close affinity of this *Telmatobius* species to *Batrachophrynus*. The consensus tree derived from unordered character states (conservative approach, Fig. 13) strongly supports this affinity. However, the phylogenetic interpretation of this tree bears the problem that the type II glands of *Alsodes montanus* are probably not homologous to those of *Telmatobius*. If so, the intended outgroup polarization of gland features was unsuccessful and the inferred relationships between *Batrachophrynus* and *Telmatobius* misleading. The following attempt to identify ancestral character states is admittedly speculative due to the limited information on other Telmatobiinae, but discussion of the available data may provide some insight into the direction of evolutionary changes.

In anurans the ancestral state of the number of serous gland types seems to be one, but polymorphism apparently evolved independently in at least three families. However, the ancestral state in the Central Peruvian *Telmatobius* is probably gland polymorphism, and further studies have to evaluate whether this constitutes a potential apomorphy of the genus. In contrast, the presence of probably homologous type I glands is a shared feature of *Batrachophrynus* and *Telmatobius*. Within *Telmatobius* a continuum exists from species with high frequencies of both gland types (*T. hockingi, T. jelskii, T. rimac*) over a species with low frequencies of both gland types (*T. mayoloi*) to a species with only type I glands in low frequency (*T. carrillae*). This series can be continued adding the *Batrachophrynus* species with only type I glands in even lower frequency than in *T. carrillae*. From this point of view, a graded transition of skin characters from *Telmatobius* to *Batrachophrynus* is observed which parallels character state transitions with respect to dentition and nuptial excrescence features.

Are taxonomic consequences indicated?

In contrast to the hypothesis that considers *Batrachophrynus* as a lineage which has early separated from the *Telmatobius* stock and retained primitive features (CEI, 1986; SINSCH & JURASKE, 1995), the discussed scenario of character states in dentition, nuptial excrescences and skin glands rather suggests that *Batrachophrynus* are the most derived species of a series starting with *Telmatobius*. The scarce allozyme data do not contradict this hypothesis because the allozyme study did not contrast *Batrachophrynus/Telmatobius* species with an appropriate outgroup and Nei´s genetic distance calculated between the genera is rather low (0.12-0.35; SINSCH & JURASKE, 1995). Preliminary DNA data on *Batrachophrynus* spp. and *T. jelskii* do not suggest a strong genetic differentiation (D. Cannatella, personal communication). The same applies to the cytogenetical data presented in this volume (CÓRDOVA & DESCAILLEAUX, 2005). Still, the assumed direction of character state transition states in dentition, nuptial excrescences and skin glands requires independent support from other character complexes in which the ancestral state is not a matter of assumption. The data presented in this paper are too ambiguous to finally settle the controversy about the evolutionary relationships between *Batrachophrynus* and *Telmatobius*. Complementing molecular and chromosomal data on these and other related taxa will hopefully permit in the future to estimate the duration of independent evolution, although

the constraints of adaptation to high altitudes may reduce the degree of genetic differentiation. A phylogenetic analysis of the information available from all character complexes in more species may guide us to a better comprehension of the evolution of this particular group. Presently, a taxonomic decision either supporting generic differentiation or placing *Batrachophrynus* into the synonymy of *Telmatobius* is not yet indicated.

Acknowledgements

M. Antignani, J. Icochea and A.W. Salas helped us to collect frogs in the field, and B. Nilow provided technical assistance. J. Córdova, E. Lavilla and E. Lehr kindly commented on an earlier draft of this paper and shared with us their expertise on this peculiar group of frogs.

REFERENCES

CEI, J.M. (1986): Speciation and adaptive radiation in Andean *Telmatobius* frogs. Pp. 374-386, *in*: Vuilleumier, F. & Monasterio, M. (eds.), *High Altitude Tropical Zoogeography*. Oxford University Press, New York.

CÓRDOVA, J.H. & DESCAILLEAUX, J. (2005): El análisis cladístico preliminar de los cariotipos de cinco especies de *Telmatobius* y dos de *Batrachophrynus* no apoya su separación genérica. Pp. 187-217, *in*: this volume.

DALY, J.W., MYERS, C.W. & WHITTAKER, N. (1987): Further classification of skin alkaloids from neotropical poison frogs (Dendrobatidae), with a general survey of toxic/noxious substances in the amphibia. *Toxicon*, 25: 1023-1095.

DE LA RIVA, I. & HARVEY, M.B. (2003): A new species of *Telmatobius* from Bolivia and a redescription of *T. simonsi* Parker, 1940 (Amphibia: Anura: Leptodactylidae). *Herpetologica*, 59: 127-142.

DELFINO, G. (1977): Il differenziamento delle ghiandole granulose cutanee in larve di *Bombina variegata pachypus* (Bonaparte) (Anfibio, Anuro, Discoglosside). Ricerca al microscopio ottico e al microscopio elettronico. *Archivo Italiano di Anatomia e Embriologia*, 82: 337-363.

DELFINO, G., BRIZZI, R. & BORRELLI, G. (1988): Cutaneous glands in anurans, differentiation of the secretory syncytium in serous Anlagen. *Zoologisches Jahrbuch Anatomie*, 117: 255-275.

DELFINO, G., ALVAREZ, B.B., BRIZZI, R. & CESPEDEZ, J.A. (1998): Serous cutaneous glands of Argentine *Phyllomedusa* Wagler 1830 (Anura Hylidae): secretory polymorphism and adaptive plasticity. *Tropical Zoology*, 11: 333-351.

DINGERKUS, G. & UHLER, D. (1977): Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technology*, 52: 229-232.

ERSPAMER, V. (1994): Bioactive secretions of the amphibian integument. Pp. 178-350, *in*: Heatwole, H. & Barthalmus, G.T. (eds.), *The Integument, Amphibian Biology, Vol. 1*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton.

FELSENSTEIN, J. (1989): PHYLIP: Phylogeny inference package (version 3.2). *Cladistics*, 5: 164-166.

FJELDSA, J. (1983): Vertebrates of the Junín area, Central Peru. *Steenstrupia*, 8: 285-298.

FOX, H. (1994): The structure of the integument. Pp. 1-32, *in*: Heatwole, H. & Barthalmus, G.T. (eds.), *Amphibian Biology, Vol. 1: The Integument*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton.

HEIN, K. & SINSCH, U. (1995): Histological investigations on the skin structure of neotropical water frogs (Leptodactylidae: Telmatobiinae). *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, Kaiserslautern*, 88: 161.

LAURENT, R.F. (1983): Heterogenidad del genero *Batrachophrynus* Peters (Leptodactylidae). *Acta Zoologica Lilloana*, 37: 107-112.

LAVILLA, E.O. (1994): Comentarios sobre el género *Telmalsodes* Diaz, 1989 (Anura: Leptodactylidae). *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina*, 10: 15-18.

LEHR, E. (2002): *Amphibien und Reptilien in Peru*. Natur und Tier Verlag, Münster.

LEHR, E. (2005): The *Telmatobius* and *Batrachophrynus* species of Peru. Pp. 39-64, *in*: this volume.

LOBO GAVIOLA, F.J. (1989): *Osteología Comparada de Tres Especies de Telmatobius (Anura: Leptodactylidae) de la Provincia de Tucumán (Argentina)*. Unpublished Thesis, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Tucumán.

LYNCH, J.D. (1971): Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactylid frogs. *Miscellaneous Publications of the Museum of Natural History of the University of Kansas*, 53: 1-238.

LYNCH, J.D. (1978): A re-assessment of the telmatobiine leptodactylid frogs of Patagónia. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, The University of Kansas*, 72: 1-57.

MORALES, V.R. (1988): Una nueva especie de *Telmatobius* (Anura, Leptodactylidae), de Ancash, Peru. *Revista Brasileira de Zoología*, 5: 603-608.

NEUWIRTH, M., DALY, J.W., MYERS, C.W. & TICE, L.W. (1979): Morphology of the granular secretory glands in the skin of poison-dart frogs (Dendrobatidae). *Tissue & Cell*, 11: 755-771.

PETERS, W. (1873): Über die von Dr. J.J. v. Tschudi beschriebenen Batrachier aus Peru. *Monatsbericht der königlich preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 1873: 622-624.

SALAS, A.W. (1990): *Observaciones Preliminares Sobre la Conducta Reproductiva de Telmatobius carrillae Morales, 1988 (Anura: Leptodactylidae)*. Unpublished Thesis, Universidad Ricardo Palma, Lima.

SALAS, A.W. & SINSCH, U. (1996): Two new *Telmatobius* species (Leptodactylidae: Telmatobiinae) of Ancash, Peru. *Alytes*, 14: 1-26.

SINSCH, U. (1986): Anfibios de la sierra central del Peru: una clave de identificación para adultos y larvas. *Boletín de Lima,* VIII: 23-33.

SINSCH, U. (1990): Froschlurche (Anura) der zentralperuanischen Anden: Artdiagnose, Taxonomie, Habitate, Verhaltensökologie. *Salamandra*, 26: 177-214.

SINSCH, U. & JURASKE, N. (1995): Reassessment of central Peruvian Telmatobiinae (genera *Batrachophrynus* and *Telmatobius*) 2. Allozymes and phylogenetic relationships. *Alytes*, 13: 52-66.

SINSCH, U., SALAS, A.W. & CANALES, V. (1995): Reassessment of central Peruvian Telmatobiinae (genera *Batrachophrynus* and *Telmatobius*) 1. Morphometry and classification. *Alytes*, 13: 14-44.

TOLEDO, R.C. & JARED, C. (1995). Cutaneous granular glands and amphibian venoms. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 111A: 1-29.

VELLARD, J. (1951): Estudios sobre batracios andinos. I. El grupo *Telmatobius* y formas afines. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"*, 1: 1-89.

VELLARD, J. (1955) Estudios sobre batracios andinos. III. Los *Telmatobius* del grupo *jelskii*. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"*, 4: 1-28.

WIENS, J.J. (1993): Systematics of the leptodactylid frog genus *Telmatobius* in the Andes of Northern Peru. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 162: 1-76.

Monogr. Herpetol. (2005) 7:261-271

Cría en cautividad y uso sostenible de la rana gigante del lago Titicaca (*Telmatobius culeus*)

María Esther Pérez Bejar

Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, Casilla 10077, La Paz, Bolivia (e-mail: perezbejar@megalink.com)

Resumen: Entre febrero de 2001 y enero de 2002 se realizaron estudios orientados a la conservación de la rana gigante del lago Titicaca (*Telmatobius culeus*), especie endémica amenazada por el comercio ilegal. Fueron realizados ensayos de cría en diversos ambientes. Para ello se construyeron estanques de tierra cerca de la orilla del lago, y una jaula y un cerco de confinamiento en el interior del lago. La respuesta alimenticia en adultos fue estudiada utilizando alimento natural. Se colocaron ranas en acuarios, a las que se alimentó con organismos vivos (caracoles, alevines de *Orestias*, anfípodos y lombrices). En los estanques, la jaula y el cerco, las ranas recibieron una dieta que combinaba estos alimentos. Las larvas capturadas del lago fueron alimentadas con zooplancton, larvas de insectos y lombrices de tierra en acuarios. Los ambientes donde las ranas incrementaron el peso en un tiempo menor fueron la jaula y el cerco dentro del lago. En los acuarios la respuesta alimenticia fue significativamente mayor para alevines. Se lograron intentos de desoves al quinto mes y, aunque no se obtuvieron renacuajos durante la cría en cautividad, existen indicios que sugieren que la metamorfosis concluye a los cuatro meses. Este estudio realizado en cautividad es el inicio para diseñar un plan de conservación y manejo de la rana gigante, en el que la participación de las comunidades locales cercanas al lago es esencial.

Palabras clave: cría en cautividad, especie amenazada, rana gigante, uso sostenible.

Abstract: Captive breeding and sustainable use of the Lake Titicaca giant frog (*Telmatobius culeus*). – Between February 2001 and January 2002, I studied the breeding biology of the Lake Titicaca giant frog (*Telmatobius culeus*). This frog is endemic to the Lake Titicaca, and is threatened by the illegal trade. The study included evaluations of the response to various enclosures. To establish diverse enclosures, I constructed artificial ponds near the shore, and cages and floating enclosures in the lake. To quantify the nutritional response of adults, I fed them, in aquaria, with various organisms native from the lake (snails, *Orestias* fry, amphipods, insect larvae) as well as earthworms. In the artificial ponds, cages, and floating enclosures the diet given was a combination of these natural foods. I captured giant frogs' tadpoles and fed them zooplankton and earthworms in aquaria. The frogs in the cages and floating enclosures in the lake increased their body weight faster than those kept in the artificial ponds, and the dietary response was significantly greater for fry. Spawning was observed in the fifth month; however, the eggs did no develop. Tadpoles in captivity did not complete metamorphosis although some indications suggest that metamorphosis occurs during the fourth month. These studies on captive breeding of the Lake Titicaca giant frog are a preliminary step to establish a conservation and management plan in which the participation of local communities will be indispensable.

Key words: captive breeding, endangered species, Lake Titicaca giant frog, sustainable use.

INTRODUCCIÓN

La ranicultura es una actividad que requiere un volumen relativamente bajo de inversión y una tecnología de fácil absorción. Muchos anfibios tienen una carne que posee excelentes cualidades nutritivas y sabor muy apreciado. Además, su piel puede tener varias aplicaciones en la industria del cuero y, aunque con mercado todavía restringido, tiene un gran potencial económico (LOPES-LIMA & DE MOURA, 1999). Se conocen pocos estudios sobre la cría de anfibios en cautividad, principalmente bajo condiciones intensivas (BARBADO, 1993; SCHULTE, 1997). Los estudios disponibles demuestran que los anfibios presentan una serie de ventajas para la cría en cautividad, como que desovan un gran número de huevos, alcanzan la madurez reproductiva al segundo o tercer año, y dependen de la temperatura para las funciones metabólicas. Una desventaja para su cría en cautividad es la tasa de crecimiento, que es lenta comparada con la de aves y mamíferos (SCHULTE, 1997). Existen excepciones, como es el caso de la rana toro (*Rana catesbeiana*), en la que se ha acelerado su crecimiento en comparación a las poblaciones naturales. Esta especie tarda de uno y medio a dos años en alcanzar la madurez sexual en estado salvaje, mientras que en un ranario puede alcanzarla en cuatro a seis meses de edad, pudiendo desovar 2000 a 20 000 huevos por hembra, dependiendo de la edad (MAZZONI, 1999). En el mejor de los casos, en 90 días las ranas alcanzan el peso óptimo para ser sacrificadas y puestas al mercado (LOPES-LIMA & AGOSTINO, 1992).

Son varias las especies de ranas comestibles que se explotan, sobre todo en países de zonas tropicales donde las condiciones climatológicas son más favorables (HERNÁNDEZ & BRIZ, 1989). A pesar de que existen especies nativas utilizadas para el consumo humano, como *Leptodactylus ocellatus* y *L. labyrinthicus*, la rana toro es la más utilizada en ranarios de varios países sudamericanos; ésta es la única especie con la cual se tiene experiencia en la cría comercial desde la década de 1930 (LOPES-LIMA & AGOSTINO, 1992; BARBADO, 1993; MAZZONI, 1999; LUCHINI, 2000).

Existe muy poca experiencia en la cría de ranas en ambientes similares al que ocupa la rana gigante del lago Titicaca, *Telmatobius culeus*. Durante varios años se ha intentado la cría de la rana de Junín, *Batrachoprynus macrostomus* (BEDRIÑANA, 2000) con la que se logró la reproducción en cautividad y aceptación de alimento elaborado, parámetros de importancia en acuicultura. Sin embargo, informes recientes señalan que los criaderos destinados a su cría utilizaron números elevados de especimenes adultos procedentes de sus hábitats naturales sin lograr su reproducción controlada (C. Arias, comunicación personal), lo que afectó a sus poblaciones naturales que se encuentran en peligro.

Los datos sobre la abundancia relativa y distribución de *Telmatobius culeus* en el sector boliviano del lago Titicaca (Fig. 1) y la información proporcionada por los pescadores durante los últimos años indican que las poblaciones naturales han disminuido. No sólo la extracción para su venta la afecta directamente; también se ha observado gran mortalidad en época lluviosa (PÉREZ, 1998, 2002). Resultado de una iniciativa del Programa para la Conservación de la Biodiversidad del Sistema TDPS, compartida por las repúblicas de Bolivia y Perú y subvencionada con fondos del Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo, se ha planteado la realización de experiencias piloto de cría de especies silvestres de fauna para evaluar científicamente la posibilidad de aprovecharlas de manera sostenible en el

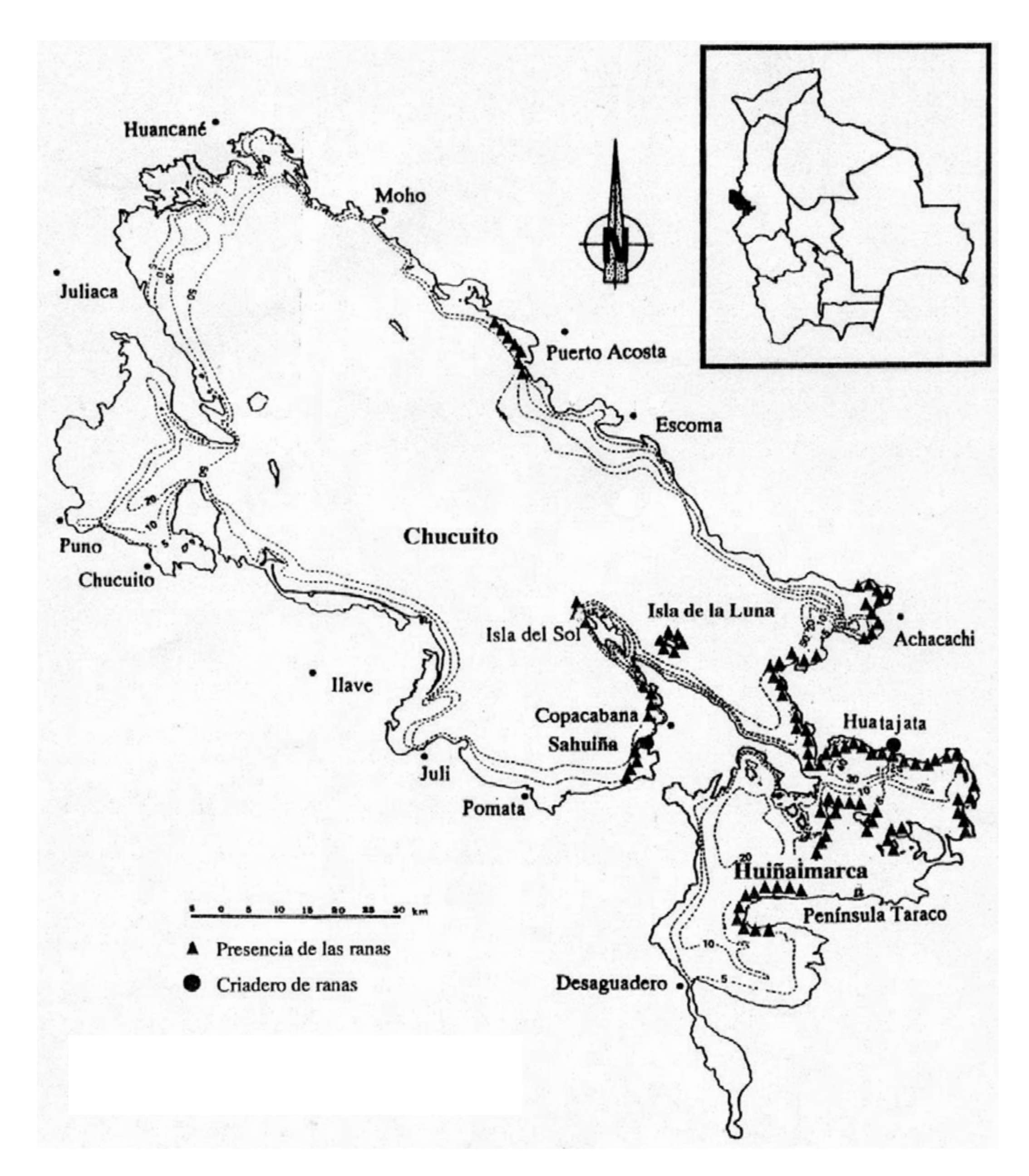


FIGURA 1. Distribución de *Telmatobius culeus* en el lago Titicaca.
FIGURA 1. Distribution of *Telmatobius culeus* in Lake Titicaca.

ámbito rural. Apoyando esta iniciativa, el propósito de este trabajo es demostrar la viabilidad de la cría en cautividad de *Telmatobius culeus* (Fig. 2), observando la respuesta a la oferta de alimento y aspectos de la reproducción en diferentes ambientes.



FIGURA 2. Adulto de *Telmatobius culeus* en un acuario.
FIGURE 2. Adult *Telmatobius culeus* in an aquarium.

MATERIAL Y MÉTODOS

Las comunidades seleccionadas para la instalación de los ambientes para la cría en cautividad fueron Sahuiña (Chucuito) y Huatajata (Huiñaimarca) (Fig. 1). Los criterios para su elección consideraron el acceso por carretera, disponibilidad de energía eléctrica, características del terreno y organización comunal. Para obtener el permiso de captura de los animales se realizaron los trámites correspondientes ante la autoridad Nacional.

Construcción de ambientes para la cría de la rana gigante

El estudio consideró la construcción de tres tipos de ambientes, además de la instalación de acuarios para observar a las ranas con condiciones controladas:

Estanques de tierra

En la localidad de Sahuiña se encontró una fuente ocasional de agua corriente ubicada a 300 m de la orilla del lago. Adyacente a ella se construyeron tres estanques de 6 m^2 (3 x 2 m) y 50 cm de profundidad. El agua de la vertiente fue captada y distribuida a cada estanque por medio de tubos de desagüe. El fondo de cada estanque se empedró para evitar la turbidez del agua con el movimiento de los animales. La sombra necesaria para proteger a las ranas se hizo colocando en cada estanque plantas acuáticas flotantes, que se encuentran de manera natural en el lago (Fig. 3).

Jaula flotante

Ubicada cerca a la orilla, en la comunidad de Huatajata (Fig. 4), similar a las jaulas para la cría de la trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*). Fue ubicada dentro del lago a una profundidad de 1-2 m. Para su construcción empleamos una malla de 20 x 2 m, sujeta a 7 postes de 3-4 m de largo, dispuestos en las esquinas, abarcando un área de aproximadamente 16 m^2.

Cerco de confinamiento

En la comunidad de Huatajata se construyó un cerco de confinamiento a 4 m de la orilla, ocupando un área de 20 m^2 con una profundidad de 1-1.2 m. La construcción se hizo aprovechando la pendiente poco pronunciada del lugar y un fondo natural cubierto de piedras, lodo y vegetación acuática (Fig. 5). Se emplearon 10 postes de



FIGURA 3. Estanques de tierra en Sahuiña.
FIGURE 3. Artificial ponds in Sahuiña.

4-5 m de largo que se plantaron en el fondo del lago. Con estos se logró un cuadrante cuyo interior se dividió en tres ambientes, con la idea de poner ranas de diferente tamaño en cada uno. Los postes sujetaban una malla de 40 x 1.8 m con la ayuda de alambre inoxidable y clavos de 3 pulgadas, que se sujetó al fondo empleando barras de plomo y piedras grandes. Construimos una pared de piedra orientada al norte continuada por otra orientada al oeste, ambas de aproximadamente 50 cm de altura, para proteger a los animales del excesivo oleaje, evitando su huida y facilitando su entrada al cerco.

Acuarios

Se emplearon 20 acuarios (80 x 60 x 40 cm), 16 en Huatajata y cuatro en un laboratorio en el Instituto de Ecología. Cada acuario contaba con un oxigenador y un termómetro. Se dio la sombra necesaria a cada acuario para evitar la entrada directa de los rayos solares, manteniéndose su interior a una temperatura de 12-14ºC. Todos los acuarios fueron desinfectados con NaCl y azul de metileno al 5%. El agua utilizada en Huatajata procedía del lago mientras que los acuarios del Instituto de Ecología contenían agua del grifo. En ambos casos el agua era cambiada cada dos días.



FIGURA 4. Jaula ubicada en Huatajata.
FIGURE 4. Cage located in Huatajata.



FIGURA 5. Cerco de confinamiento en Huatajata.
FIGURE 5. Floating enclosure in Huatajata.

Manejo y acondicionamiento de los animales

Se capturaron 131 individuos adultos, con un peso igual o mayor a 90 g, en las proximidades de Sahuiña (lago Mayor) y 72 en diferentes localidades del lago Menor. Las ranas fueron capturadas a una profundidad de 1-6 m. Además, se hizo el seguimiento de 30 renacuajos capturados en la localidad de Huatajata.

Las observaciones del desarrollo de los individuos se realizaron durante 10 meses. La distribución de los animales y el tiempo de permanencia en los distintos ambientes se muestra en la Tabla 1. En los estanques de tierra se colocaron inicialmente 33 individuos; entre el cuarto y sexto mes se añadieron 65 ejemplares y luego otros 33; al octavo mes 16 individuos fueron trasladados al cerco de confinamiento. Se distribuyeron 72 animales en 19 acuarios. De estos, 64 se destinaron exclusivamente al estudio de la respuesta alimenticia empleando en este caso cuatro tipos de alimento: peces (*Orestias* sp.), crustáceos (*Hyalella* sp.) y moluscos (*Littoridina* sp.) que se encuentran de manera natural dentro el lago, y lombrices de tierra (*Lumbricus rubellus*) halladas en lugares húmedos en las orillas. Cada tipo de alimento

TABLA 1. Número de animales observados en los distintos ambientes durante 10 meses.

TABLE 1. Number of animals assigned to the different enclosures and observed during 10 months.

	meses 1-2	meses 3-4	meses 5-6	meses 7-8	meses 9-10
Estanques	33	33	98	131	115
Cerco	0	0	0	0	16
Jaula	0	0	0	30	30
Acuarios	64	72	(8 + 30 + 34)	8 (+ 34)	8 (+ 34)

se dio a 16 ranas distribuidas equitativamente en cuatro acuarios. Al quinto mes 30 animales se llevaron a la jaula, ocho permanecieron en acuarios hasta concluir los 10 meses de observación, y 34 fueron sacrificados para su estudio bromatológico en el laboratorio SELADIS de la Universidad Mayor de San Andrés. Para este último se utilizaron las ancas así como muestras de peces, lombrices, crustáceos y moluscos. Mensualmente se realizaron análisis del oxígeno disuelto, turbidez, alcalinidad y pH del agua en cada ambiente.

Seguimiento individual

Al inicio, y luego mensualmente, cada individuo fue pesado. Los datos fueron introducidos en formularios que incluían fecha de captura, lugar de captura, peso, sexo, color, textura y diseño de la piel. La proporción de sexos de los animales en cada ambiente fue al azar.

Para los animales alojados en los acuarios, el alimento proporcionado diariamente fue el equivalente al 10% del peso promedio vivo de los individuos de cada acuario (LOPES-LIMA & AGOSTINO, 1992). Se aplicó la fórmula PA = Br / Co, donde: Br = Pmr x Nr; siendo PA = peso estimado del alimento ofrecido cada día por ambiente (acuarios, estanques), Br = biomasa o peso total estimado de todos los animales alojados en uno de los ambientes, Co = consumo diario estimado de alimento de una rana de un determinado peso, Pmr = peso promedio de las ranas, Nr = número de ranas en un ambiente. Considerando que el peso promedio de una lombriz fue de 2.5 g, se alimentó con 3-4 lombrices por individuo/día, y si el peso promedio de los alevines era 4-5 g, se alimentaron con 1-2 alevines por individuo/día.

Para conocer qué alimento incrementa más el peso de las ranas en un determinado periodo, se utilizó la relación: GP = Pf – Pi; donde la GP = ganancia de peso, Pf = peso final, Pi = peso inicial. El consumo de alimento, que representa la cantidad de alimento que una rana criada en los acuarios consumió en todo el tiempo de estudio, se calculó mediante la fórmula: C = Σ Prd donde C = consumo de alimento; Prd = peso de ración (alimento) ofrecido desde el día 1 hasta el día 150 (cinco meses). El consumo de alimento se expresa como el remanente más el peso consumido diariamente. La conversión alimenticia se calculó considerando la relación de la cantidad de alimento que las ranas consumieron para obtener un incremento de peso, aplicando la fórmula CA = C/GP, donde CA = conversión alimenticia, C = cantidad de alimento ingerido, y GP = ganancia de peso.

Las ranas criadas en los estanques de tierra, la jaula y el cerco se alimentaron estimando el 5-10% del peso promedio de los animales, combinando la dieta con lombrices, 1-2 alevines de peces y crustáceos.

Con el resto de los individuos criados en acuarios, incluyendo tanto adultos como juveniles y algunas larvas, se intentó la alimentación con organismos muertos (lombrices, trozos de carne, pedazos de verduras, comida para peces), y organismos vivos como lombrices (*Lumbricus agricola*), insectos acuáticos (coleópteros) y renacuajos de otras especies.

Los renacuajos se alimentaron diariamente con larvas de dípteros, pequeñas lombrices y zooplancton. La cantidad empleada para la alimentación no fue medida con exactitud pero se procuró que en los acuarios existiera alimento de manera permanente.

Mortalidad y enfermedades

Durante el proceso de cría se tomó nota de las muertes y de los problemas sanitarios presentados. En el caso de presentar edemas o ulceraciones, las ranas fueron tratadas aislándolas en un medio con azul de metileno hasta su completa recuperación.

Reproducción y desarrollo

En animales muertos durante el proceso de cría se efectuó una incisión abdominal para extraer las gónadas. Estas fueron analizadas *in situ* en el caso de los ovarios. Para los testículos se hicieron cortes histológicos. En ambos sexos se estimó la proporción de elementos germinales de las etapas más avanzadas (presencia de espermatozoides y ovocitos a término).

Se realizaron observaciones de los renacuajos capturados en su medio natural, determinando cada etapa de desarrollo para estimar el tiempo transcurrido hasta concluir la metamorfosis. Los renacuajos muertos durante el proceso de cría fueron conservados en formaldehído al 10% para posteriores estudios.

RESULTADOS

Manejo de la especie

De un total de 64 ranas con un peso inicial ≥ 90 g, aquellas alimentadas sólo con peces durante cinco meses incrementaron en promedio 145 g (29 g/mes) (Tabla 2); las alimentadas con lombrices incrementaron en promedio 83 g, mientras que aquellas alimentadas con moluscos y crustáceos solo incrementaron 22 y 17 g respectivamente (Fig. 6). Los resultados de conversión alimenticia son variables y están directamente relacionados con los diferentes niveles de proteína y grasa de cada tipo de alimento consumido (Tabla 3) (Fig. 7).

La ganancia de peso promedio de las ranas criadas en acuarios y luego llevadas a la jaula en el lago fue de 25.88 g en dos meses (n = 29 ranas). Este valor se considera elevado ya que fueron incluidas en el promedio aquellas ranas que por cinco meses sólo se alimen-

TABLA 2. Respuesta alimenticia promedio de 64 individuos sometidos a los cuatro tipos de alimento en condiciones de cautividad durante 20 semanas.

TABLE 2. Average nutritional response of 64 individuals fed four types of food in captivity during 20 weeks.

Tipo de alimento	Ganancia de peso (g)	Consumo de alimento (g)	Conversión alimenticia
Alevines	145.10	1142.23	7.87
Lombrices	83.39	687.16	8.24
Crustáceos	22.29	428.60	19.23
Moluscos	17.26	326.74	18.93

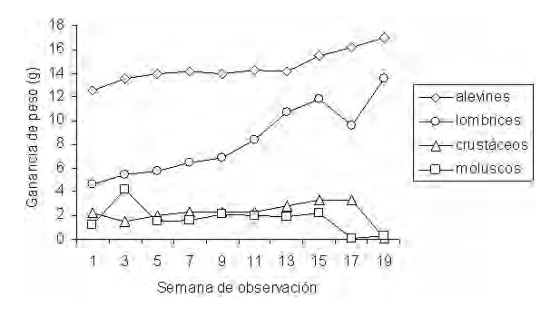


FIGURA 6. Ganancia de peso promedio de animales alimentados con diferentes tipos de alimento natural (n = 16 para cada grupo).

FIGURE 6. Average weight increase for animals fed with different types of natural food (n = 16 for each group).

taron de crustáceos o moluscos. Se registró un aumento de peso en ranas llevadas de los estanques de Sahuiña al cerco en el lago (n = 14). En dos meses el peso ganado en promedio fue de 21.5 g, diferente al peso incrementado durante los meses anteriores en los estanques (12 g/mes).

La respuesta al alimento no vivo de las larvas y de los adultos es negativa. Se observó, en ambos casos, la expulsión del alimento en todas las pruebas realizadas.

Características del agua empleada en la cría en cautividad

Para el oxígeno disuelto en Huatajata los valores fueron 4.38-7.1 mg/l. En Sahuiña el oxígeno disuelto en los estanques osciló entre 5.02 y 6.2 mg/l, disminuyendo en épocas en donde se tuvo un caudal menor del agua de la vertiente. La conductividad en Huatajata por las características de mantenimiento de los acuarios, con cambios de agua del lago cada tres días, fue alta en comparación con los estanques de Sahuiña (1449 frente a 967 uS/cm). De la misma forma el pH fue ligeramente mayor en Huatajata (agua del lago) que en Sahuiña (agua de vertiente) presentando un rango de 6.7-8.32 frente a 5.81-7.72. El rango de la temperatura en Sahuiña fue mayor (10-17ºC), mientras que en los acuarios de Huatajata se mantuvo un promedio de 12ºC.

Reproducción y desarrollo

La madurez se pudo ver externamente por la presencia de la callosidad nupcial en la mayoría de los machos (80%). Los testículos analizados en los diferentes meses del estudio presentaron una gran cantidad de espermatozoides. Se encontraron ovarios poco desarrollados, medianamente desarrollados y en plena actividad reproductiva (n = 14).

En Sahuiña, una pareja que permaneció cinco meses en cautividad depositó 77 huevos

TABLA 3. Porcentaje de proteína y grasa de las ancas de las ranas alimentadas durante cinco meses en cautividad, comparado con los correspondientes porcentajes en el alimento ofrecido.

TABLE 3. Percentage of protein and fat in the legs of frogs fed five months in captivity, compared to the corresponding percentages in the food offered to the frogs.

Tipo de alimento	Ancas de rana		Alimento de las ranas	
	% proteína	% grasa	% proteína	% grasa
Peces	30.88	1.05	38.5	4.1
Lombrices	17.03	0.82	11.16	0.71
Crustáceos	15.25	0.76	8.55	1.34
Moluscos	14.5	0.73	9.46	3.19

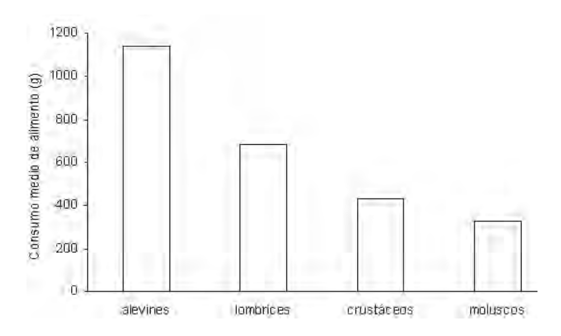


FIGURA 7. Consumo del alimento acumulado promedio durante cinco meses.

FIGURE 7. Average cummulative food consumption during five months.

sobre tallos de las macrofitas existentes en el estanque. Lamentablemente no concluyeron su desarrollo.

La conclusión de la metamorfosis transcurre en un tiempo estimado relativamente largo, alrededor de cuatro meses. Las larvas al concluir la metamorfosis alcanzaron en promedio una talla de 55 mm. No se logró obtener larvas recién eclosionadas en el medio natural ni en cautividad.

Mortalidad

En los estanques de Sahuiña la mortalidad fue de 10%, en acuarios con agua del lago 4% y en acuarios con agua potable 30%.

DISCUSIÓN

Estado de conservación

El Libro Rojo de los Vertebrados de Bolivia incluye a *Telmatobius culeus* en la categoría de especie vulnerable (ERGUETA & HARVEY, 1996). En el año 2001, el "Taller de Fauna Amenazada de Bolivia" mantuvo a la especie en esta categoría debido a que los datos son aún insuficientes para incluirla en una categoría de mayor amenaza.

En Bolivia no existe una legislación nacional específica para *Telmatobius culeus*. No obstante, el decreto Supremo 25458 de "Veda General e Indefinida" prohíbe la extracción de fauna silvestre con fines comerciales. En Perú, el Decreto Supremo No. 013-99-AG lista a la "Rana del Titicaca" como especie amenazada, y aclara que su uso debe ser promocionado a través de zoocriaderos o Áreas de Manejo. Aún con esto, en los últimos años se ha descrito la caza de esta especie sin ninguna regulación legal (ERGUETA & HARVEY, 1996; PÉREZ, 1998, 2002).

Manejo de la especie en cautividad

La cría en cautividad no presenta resultados satisfactorios, ya que en el presente estudio no se logró obtener individuos nacidos en cautividad ni individuos que alcancen una talla comercial con un peso mayor o igual a 200 g.

La oferta alimenticia fue mejorada aparentemente con la combinación de los alimentos. Es de esperar que el peso de las ranas en el cerco y jaula, por hallarse en el lago, tienda a mejorar los resultados obtenidos con las ranas mantenidas en los estanques y en los acuarios.

Es necesario llevar a cabo experimentos adicionales de nutrición con alimento equilibrado. Una vez se logre la obtención de renacuajos nacidos en condiciones controladas que aprendan a alimentarse desde pequeños con raciones, se esperaría que las larvas aumenten de peso en menos tiempo. En la práctica tanto larvas como adultos capturados del lago y sometidos a condiciones de cautividad no aceptaron alimentarse de materia inerte.

Reproducción

Se registraron amplexos en meses invernales, coincidiendo con la puesta en medio natural (PÉREZ, 1998). Adicionalmente se capturaron varias parejas en amplexo, que se colocaron en acuarios para su observación. El desove dura varias horas. La hembra desova lentamente entrando en un estado de aparente relajamiento mientras el macho la abraza. En casos extremos, la hembra puede permanecer en éste estado hasta siete días. Una hembra mantenida en un acuario de Huatajata puso cinco huevos el quinto día, que se desarrollaron hasta la etapa de neurula. La pareja posteriormente falleció. Otra pareja permaneció en amplexo durante 48 h y la hembra llegó a poner 113 huevos (19 el primer día, 51 el segundo y 43 huevos el tercer día). Los huevos que fueron aislados en otro acuario no lograron iniciar su desarrollo

embrionario. El número de huevos puestos en cautividad (77-113) es bajo en relación a lo que se esperaría en su hábitat natural (alrededor de 500 huevos) (PÉREZ, 1998).

Las larvas se adaptan más rápidamente a las condiciones de cautividad y aceptan como alimento copépodos, cladóceros, larvas de insectos y lombrices pequeñas. No obstante, las larvas sufren una alta mortalidad. Se estima que las ranas alcanzan la madurez reproductiva a los dos años, lo que imposibilitaría una cría en cautividad exitosa, a menos que se descubran nuevas técnicas de manejo que permitan acelerar el desarrollo.

Causas de mortalidad

El agua parece jugar un papel importante en la cría de las ranas, ya que las mayores tasas de mortalidad se observaron en los estanques de Sahuiña y acuarios con agua potable. Otras posibles causas de mortalidad fueron la manipulación excesiva de las ranas en Huatajata, la exposición a temperaturas ambientales extremas en los estanques de Sahuiña y el ataque por aves de la zona.

Aprovechamiento económico de la especie

Telmatobius culeus exhibe una tasa de crecimiento lento. El índice zootécnico para *Rana catesbeiana* ha reducido en los últimos años el tiempo mínimo necesario para que los animales sean puestos al mercado de 70 a 90 días, con una conversión alimenticia 1.5 a 2, entendiéndose que se necesitan 2 kg de alimento para obtener 1 kg de carne de rana (LOPES-LIMA & DE MOURA, 1999). Estas cifras están lejos de los datos obtenidos para *T. culeus*, que en cinco meses incrementó el peso en 145 g de promedio con una conversión alimenticia máxima de 7:1 (Tabla 2) utilizando como alimento exclusivamente alevines. Este resultado sugiere que la cría de *T. culeus* utilizando alevines como alimento no es rentable.

Pautas para el uso sostenible

Si se pretende un uso sostenible de *Telmatobius culeus* se debe desarrollar un programa de investigación a corto plazo. Un primer paso consistiría en prohibir su caza hasta tener información suficiente de la biología de esta especie para poder abordar su manejo (OJASTI, 2000). Para tal efecto, mínimamente se deben considerar la abundancia, productividad y capacidad de carga. Iniciar una extracción que mantenga la abundancia de las ranas más o menos constante puede indicar una cosecha sostenible. Los beneficios del manejo adecuado de éste anfibio pueden ayudar a la población local mejorando sus ingresos económicos.

Si bien consideramos que el tiempo de observación es reducido, los resultados muestran que *T. culeus* difícilmente se adapta a las condiciones de cautividad, especialmente en ambientes distintos a su medio natural. El manejo sostenible de esta especie en cautividad para la producción de varios productos a niveles comerciales se ve ampliamente limitada por la incapacidad de reproducirse y la tasa de crecimiento lenta observada en este estudio. Para extraer ranas del medio natural y aprovecharlas sosteniblemente deben considerarse otras técnicas de manejo. La extracción actual de poblaciones naturales de la rana parece desaconsejable dado su impacto negativo.

REFERENCIAS

BARBADO, J. (1993): *Cría Rentable de Ranas*. Albatros, Argentina.

BEDRIÑANA, M. (2000): *Batrachoprynus macrostomus*. Dirección Regional de Pesquería, Junín, Perú.

ERGUETA, P. & HARVEY, M.B. (1996): Anfibios. Pp. 67-72, *in*: Ergueta, P. &

Morales, C. (eds.), *Libro Rojo de Los Vertebrados de Bolivia*. CDC, Bolivia.

HERNÁNDEZ, F. & BRIZ, V. (1989): *La Rana: Cría y Explotación*. Mundi Prensa, Madrid.

LOPES-LIMA, S. & AGOSTINO, C.A. (1992): *A Tecnología Criação de Rãs*. Universidade Federal de Viçosa, MG, Brasil.

LOPES-LIMA, S. & DE MOURA, O. (1999): *Ranicultura: Análise da Cadeia Produtiva*. Universidade Federal de Viçosa, MG, Brasil.

LUCHINI, L. (2000): *Actualidad de la Acuicultura en Argentina*. Dirección Nacional de Pesca y Acuicultura, Buenos Aires.

MAZZONI, R. (1999): *Ranicultura - Manual Básico para Inversores*. Proyecto Ranicultura INAPE/IIP, Montevideo.

OJASTI, J. (2000): *Manejo de Fauna Silvestre Neotropical*. SI/MAB Series, Washington D.C.

PÉREZ, M.E. (1998): *Dieta y Ciclo Gametogénico Anual de Telmatobius culeus (Anura: Leptodactylidae) en el Lago Titicaca (Huiñaimarca)*. Tesis de Licenciatura en Biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia.

PÉREZ, M.E. (2002): Evaluación de la población de la rana gigante en Bolivia (Informe técnico). Autoridad Binacional del Lago Titicaca-PNUD.

SCHULTE, R. (1997): Zoocriadero de la herpetofauna: su problemática. Pp. 203-206, *in*: Fang, T.G., Bodmer, R.E., Aquino, R. & Valqui, M. (eds.), *Manejo de Fauna Silvestre en la Amazonía*. Editorial Instituto de Ecología, La Paz.

Monogr. Herpetol. (2005) 7:273-281

Identification of chytridiomycosis in *Telmatobius marmoratus* at 4450 m in the Cordillera Vilcanota of southern Peru

TRACIE SEIMON,[1,*] GEORGE HOERNIG,[1] PRESTON SOWELL,[2]
STEPHAN HALLOY [3] & ANTON SEIMON [4]

[1] *Department of Craniofacial Biology, University of Colorado Health Sciences Center, Denver CO 80262, USA*
(email: tad2105@columbia.edu)

[2] *Tetra Tech EM Inc., 4940 Pearl East Circle Suite 100, Boulder, CO 80301, USA*

[3] *25 Strathearn Ave., Dunedin, New Zealand*

[4] *The Earth Institute, Columbia University, New York, NY, USA*

Abstract: Chytridiomycosis is a lethal fungal skin infection that has recently been demonstrated to be a primary cause of mortality in many species of amphibians worldwide. We report the presence of the chytrid fungus in three of four amphibian specimens, two adults and two tadpoles, of the species *Telmatobius marmoratus* found at 4450 m near one of the principal sources of the Amazon River in the Cordillera Vilcanota in southern Peru. Gross lesions were not found in the majority of the inspected frogs, however, one adult frog displayed ulceration within the epidermis. Microscopic examination of histological sections from the dorsal and ventral epidermis of adult frogs, or epidermis taken from the mouth of the tadpoles, revealed various stages of the developing sporangium within the keratinized epithelial cell layer. Additionally, characteristic lesions associated with increased epidermal thickening and hyperkeratosis – the hallmark of chytrid colonization – were found. The intensity of infestation varied from minor to acute. The oval spores of various stages present within the keratinized layer of the epidermis are morphologically identical to the chytrid fungus *Batrachochytrium dendrobatidis* and were found in the two adult frogs and one tadpole. These findings demonstrate that chytridiomycosis affects *Telmatobius marmoratus,* a high altitude amphibian species, and represents the first report of chytridiomycosis in the Peruvian high Andes. Although not demonstrating causality, these data, together with observations of rapid population decline of Andean amphibians, suggest an urgent need to investigate in depth the status and health of these threatened populations.
Key words: chytridiomycosis, Peru, *Telmatobius marmoratus.*

Resumen: Identificación de quitridiomicosis en *Telmatobius marmoratus* a 4450 m en la Cordillera de Vilcanota del sur de Perú. – La quitridiomicosis es una infección letal de la piel que recientemente ha demostrado ser una causa importante de mortalidad en muchas especies de anfibios en todo el mundo. Nosotros registramos la presencia de quitridios en tres de cuatro ejemplares de anfibios, dos adultos y dos larvas de la especie *Telmatobius marmoratus,* encontradas a 4450 m, cerca de una de las principales fuentes de las cabeceras del Amazonas, en la Cordillera de Vilcanota del sur de Perú. No se encontraron graves lesiones en la mayoría de las ranas examinadas; no obstante, un ejemplar adulto presentaba ulceraciones dentro de la epidermis. El examen al microscopio de secciones histológicas tomadas de la epidermis dorsal y ventral de ranas adultas, o de epidermis de la boca de las larvas, reveló la presencia de esporangios en varios estados de desarrollo dentro de la capa queratinizada de células epiteliales. Además, se hallaron lesiones características asociadas a engrosamiento epidérmico e hiperqueratosis,

* Present address: Dept. of Medicine, Columbia University, 630 W 168th St., New York, NY10032.

que son una señal inequívoca de la colonización por quitridios. La intensidad de la infección varió entre menor y aguda. Las esporas ovales en varios estadios halladas en la capa queratinizada de la epidermis son morfológicamente idénticas a las del hongo quítrido *Batrachochytrium dendrobatidis,* y se encontraron en las dos ranas adultas y en una larva. Estos datos demuestran que la quitridiomicosis afecta a *Telmatobius marmoratus,* una especie de anfibio de gran altitud, y representan el primer hallazgo de quitridiomicosis en la alta montaña de los Andes peruanos. Aunque no demuestran causalidad, estos datos, junto con observaciones del rápido declive de poblaciones en anfibios andinos, sugieren una urgente necesidad de investigar en profundidad el estatus y salud de estas poblaciones amenazadas.
Palabras clave: Perú, quitridiomicosis, *Telmatobius marmoratus.*

INTRODUCTION

One of the most pressing environmental concerns in the last few decades is the worldwide decline in amphibian population (HOULAHAN *et al.*, 2000). Several etiologies have been proposed such as disease and parasites (DASZAK *et al.*, 1999; GREEN *et al.*, 2002), particularly fungal (LONGCORE *et al.*, 1999), environmental pollutants, increased UV radiation (BLAUSTEIN *et al.*, 1997; KIESECKER *et al.*, 2001), habitat loss, global climate change, and introduction of invasive species (COHEN, 2001). However, in ecologically pristine areas such as the tropical rain forests in Australia and Central America, where environmental pollutants and habitat loss from human impact are thought to be minimal, population declines are nevertheless observed (DASZAK *et al.*, 1999). Recently, studies looking at infectious disease as one potential cause of amphibian decline have led to the identification of two diseases repeatedly found as the cause of amphibian death globally. Chytridiomycosis is associated with amphibian mortality in the rain forests of Australia, North America, Central America, and the highlands and lowlands of South America, whereas iridioviral infections are associated with deaths in the United Kingdom, United States, and Canada (DASZAK *et al.*, 1999). Chytridiomycosis is a fungal disease that was initially characterized in 1998 from specimens collected at sites of mass amphibian death in Australia and Panama from 1993-1998 (BERGER *et al.*, 1998). Chytrids are fungi that develop without hyphae that are primarily found in soil and water where they feed on chitin, plant debris (cellulose), and keratin (BERGER *et al.*, 1999a). The chytrid fungus that produces the lethal skin infection in frogs is *Batrachochytrium dendrobatidis* (LONGCORE *et al.*, 1999) and is the only example of a chytrid parasitizing vertebrates (DASZAK *et al.*, 1999). The pathogenic chytrid fungus has been found in areas of South America, specifically in Uruguay, and has been shown to affect *Telmatobius niger* from the Azuay province of Ecuador, as well as the *Atelopus bomolochos* from the Riobamba province (RON & MERINO, 2000; SPEARE & BERGER, 2000).

The clinical signs of amphibian chytridiomycosis include abnormal posture and lethargy. Gross lesions are typically not apparent but consist of abnormal epidermal sloughing, epidermal ulceration (rare), hemorrhages in the skin, muscle or eye, and hyperemia of digital and ventral skin (DASZAK *et al.*, 1999). Chytridiomycosis can be diagnosed using routine hematoxylin and eosin stains. Special fungal stains such as periodic acid-Schiff may also be used (BERGER *et al.,* 1999b). Diagnosis is made by identification of a characteristic balloon shaped sporangium containing a thin, uniform, smooth cell wall in areas of the *stratum corneum* and *stratum granulosum* of the

epidermis. In tadpoles the infection is restricted to the keratinized mouthparts, while in adult frogs the infection occurs predominately on the belly and digits of the hind and forelimbs. Various stages of sporangia may be present, revealing many empty sporangia, as well as sporangia containing zoospores or bacteria. The wall of the sporangium has staining characteristics that vary from eosinophilic, to slightly basophilic or refractile, and is surrounded by variable amounts of keratin. Four stages of infection can be identified. The earliest stage contains a central mass which is basophilic and spherical. The mass divides to form zoospores which are basophilic, and which appear in cross section as small round bodies with poorly defined margins numbering from 2-9 depending on the plane of the section. The sporangia often carry discharge papilla which project beyond the surface of the epithelium. Zoospores that develop in the sporangium escape through the open discharge tube. This leaves behind an empty sporangium that retains its spherical shape. In some stages thin septae may divide the sporangium into internal compartments. Subsequent collapse of the empty sporangium into an irregular shape allows bacteria to colonize the inside of the shell (BERGER *et al.,* 1999b; DASZAK *et al.*, 1999). Additionally, areas of hyperkeratosis are present as well as a basal thickening of the epidermis.

Studies using multivariate analysis of the ecological characteristics of rainforest amphibian species in the Australian wet tropics have characterized declining populations as having a combination of low fecundity, reproduction in streams, and a high degree of habitat specialization (WILLIAMS & HERO, 1998). Researchers have suggested that a relationship may exist between amphibian population declines in areas of high-altitude and cooler temperatures due to a pathogen with a favored developmental temperature. Work by LONGCORE *et al.* (1999) demonstrated that *Batrachochytrium* grows most rapidly at 23ºC, and grows very slowly at 28ºC. Reversible cessation of growth occurs at 29ºC (LONGCORE *et al*., 1999). Thus it is likely that the growth rate of *Batrachochytrium* and survival of zoospores outside the host, and therefore transmission rate may be enhanced in cooler high altitude regions (DASZAK *et al.*, 1999).

Chytridiomycosis is highly pathogenic to captive-bred amphibians exposed in captivity with experimental infections of as little as 100 zoospores resulting in 100% mortality (BERGER *et al.*, 1999a; DASZAK *et al.*, 1999; LONGCORE *et al.*, 1999); however, the reason for the pathogenicity of the fungus remains unresolved (DASZAK *et al.*, 1999).

The present investigation was prompted by reports by indigenous Quechua herders living above 3800 m in the Cordillera Vilcanota in southern Peru that amphibian populations are locally in rapid decline. Because declines of other species of *Telmatobius* have been reported elsewhere along the Andes from Ecuador through Peru (local reports) and to northern Argentina through unknown causes (E. Lavilla, personal communication), and since chytrids have been shown to affect *T. niger* from Ecuador which has been reported as missing since 1994 (RON & MERINO, 2000; SPEARE & BERGER, 2000), we sought to investigate whether the ill-health of *T. marmoratus* specimens collected in a high-Andean watershed of the Vilcanota was associated with chytridiomycosis.

MATERIALS AND METHODS

Two adult frogs (one living but diseased, and one dead) and two live tadpoles specimens

were collected on 14 July, 2002 along the Jampamayo river above Hacienda Uyuni (13.86° S, 71.18° W) in southern Peru, and fixed in 70% ethanol a few hours later.

Ventral abdominal skin and dorsal skin were excised from the two adult frog specimens with a clean sharp scalpel. The skin was then placed in neutral-buffered 10% formalin and paraffin embedded. Tissues were then sectioned at 6 µm and stained with hematoxylin and eosin (H and E) and periodic-acid Schiff (PAS) to identify the presence of fungus. Sections were scanned and images taken at 400x and 1000x oil immersion. The keratinized mouth part was excised from two tadpole specimens with a clean sharp scalpel and prepared as described above.

RESULTS

The amphibian specimens were identified as *Telmatobius marmoratus* (Fig. 1). *Telmatobius* is an endemic Andean genus that lives in running mountain streams or clear mountain lakes. It differs from most amphibians in having a protracted tadpole phase (several months rather than weeks) and adults spend most of their lives under water.



FIGURE 1. Photograph of an adult frog of the species *Telmatobius marmoratus* collected 14 July 2002 from the Jampamayo river near Hacienda Uyuni in southern Peru (Table 1: ID 01).

FIGURA 1. Fotografía de una rana adulta de la especie *Telmatobius marmoratus* colectada el 14 de julio de 2002 en el río Jampamayo, cerca de la Hacienda Uyuni, en el sur de Perú (Tabla 1: ID 01).

Skin sections from the ventral abdominal region and forelimb digits of the adult specimens were excised for histological analysis. Upon histological examination of the specimen shown in Fig. 1, numerous spherical and oval sporangia (i.e. spore-containing bodies) of a pathogenic chytrid tentatively identified as *Batrachochytrium dendrobatidis* (LONGCORE *et al*., 1999) were evident within the superficial (keratinized) layer of the epidermis in the *stratum corneum*. Areas of widespread hyperkeratosis were observed consistent with a fatal infection (Fig. 2B). Focal erosions were present in the epithelial layer adjacent to the chytrid (Fig. 2B). The majority of the sporangia appeared to be empty, having released all their zoospores, and contained a thin and uniform inner and outer surface with a clear center (Fig. 2C). A few sporangia contained zoospores that displayed basophilic staining. Confirmation for the presence of the chytrid fungus was obtained by staining with PAS (data not shown). No sporangia were detected in the *stratum basale* or *stratum spinosum* of the epithelia, dermis, or glands. This adult specimen was found alive but lethargic, consistent with chytridiomycosis infection.

The second adult frog specimen was found dead upon collection, and histological examination revealed a significant loss of the epithelial cell layer with accompanying necrotic debris. The severe loss in cellular architecture and subsequent loss of intact *stratum corneum* made the diagnosis of chytridiomycosis difficult to assess. However, upon histological examination of several

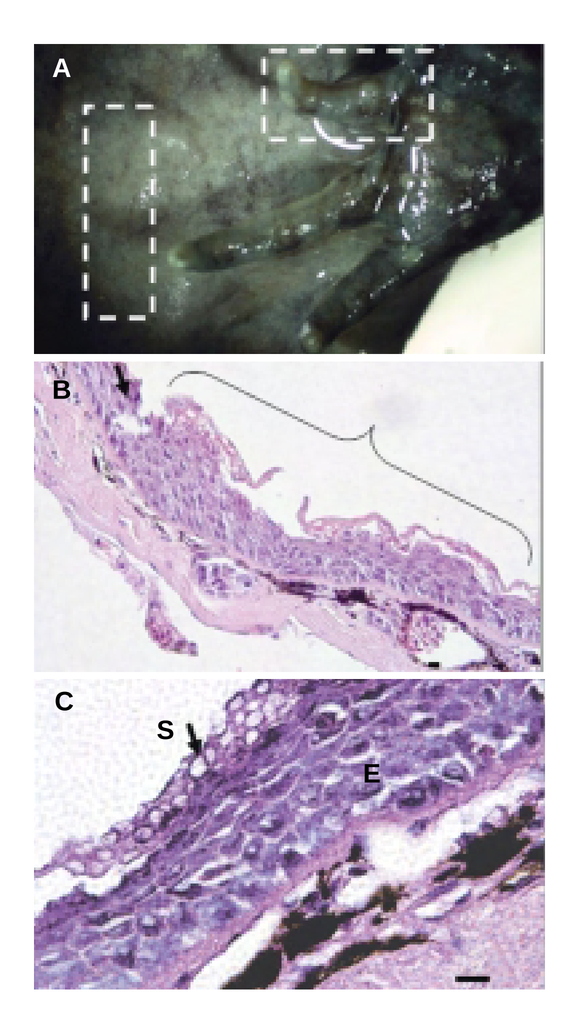
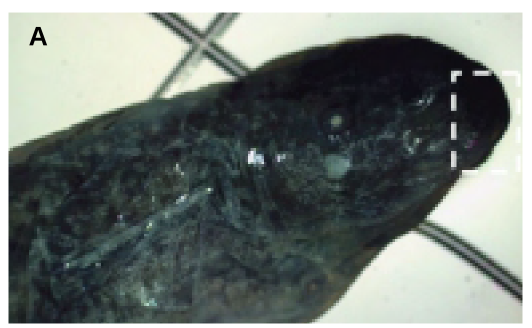


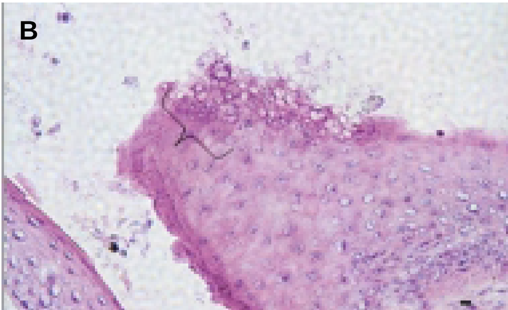
FIGURE 2. (A) Photograph of the ventral side of the frog shown in Fig. 1; the white boxes designate the areas excised for histological analyses. (B) Stained section of the ventral abdominal skin of the specimen shown in A; the arrow indicates the area of epidermal erosion; widespread hyperkeratosis is evident as indicated by the bracket; magnification 400x. (C) PAS stained section of ventral skin of the same specimen demonstrating emptied sporangia "S" in the *stratum corneum* of the epithelial "E" layer; magnification 1000x (bar = 20 µm).

FIGURA 2. (A) Fotografía de la cara ventral del ejemplar mostrado en la Fig. 1; los rectángulos blancos muestran el área extraída para los análisis histológicos. (B) Tinción H y E de la sección de piel abdominal del ejemplar mostrado en A; la flecha indica el área de erosión epidérmica; el corchete indica la intensa hiperqueratosis; aumento de 400x. (C) Sección con tinción PAS de la piel ventral del mismo ejemplar, mostrando los esporangios vacíos "S" en el estrato córneo de la capa epitelial "E"; aumento de 1000x (barra = 20 µm).

sections taken from the ventral pelvic area of the specimen, remnants of what appeared morphologically to be *Batrachochytrium dendrobatidis* were evident and PAS positive, strongly suggesting that chytridiomycosis may have been afflicting this frog (data not shown). However, the possibility of infection by these spores after death cannot be ruled out**,** although this would still indicate the presence of chytrids in the local ecosystem. Acute systemic swelling and poor preservation of the tissue architecture in both the gross and histological examination suggest that this frog may have been decaying for some time prior to its collection and subsequent fixation in ethanol.

Two tadpoles were collected and were also identified as *Telmatobius marmoratus*. The keratinized mouth of each tadpole was excised for histological analysis (Fig. 3A). Upon histological examination one of the tadpoles was found to have numerous spherical and oval sporangia of Chytridiomycota within the superficial (keratinized) layer of the epidermis in the *stratum corneum* of the mouth parts (Fig. 3B). Hyperkeratosis was evident in the vicinity of the sporangia with apparent increased epidermal thickening (Fig. 3B). The majority of the sporangia appeared to be empty, and contained a thin and uniform inner and outer surface with a clear center. Collapsed sporangia were present (Fig. 3C). A few sporangia contained zoospores intracellularly that displayed basophilic staining. Discharge tubes were evident in some of the sporangia which allow escape of the mature zoospores through the opening (Fig. 3C). Some sporangia were divided by an internal septum (arrow head in Fig. 3C)**,** in agreement with previous studies which show that in some empty stages thin septae may divide the sporangium into internal compartments (BERGER *et al.*, 1999b). No sporangia were detected in the





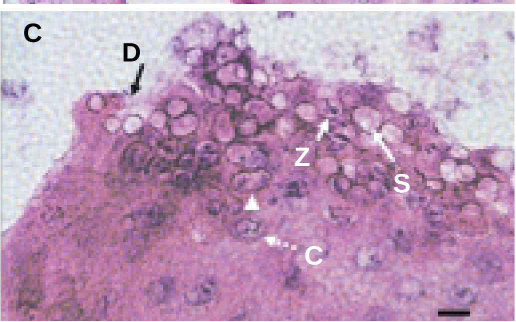


FIGURE 3. (A) Photograph of a *Telmatobius marmoratus* tadpole (Table 1: ID 03) showing the area excised from the mouth region for histological analysis (white box). (B) Low power magnification image demonstrating areas of hyperkeratosis as indicated by the bracket; magnification 400x. (C) H and E stain from the section excised as shown in A; different stages of developing and mature sporangia (S), zoospores (Z), collapsed sporangia (C), discharge tube (D), and septum (arrow head) are observed; magnification 1000x (bar = 20µm).

FIGURA 3. (A) Fotografía de una larva de *Telmatobius marmoratus* (Tabla 1: ID 03) mostrando el área extraída de la boca para análisis histológicos (recuadro blanco). (B) Imagen de poco aumento mostrando áreas de hiperqueratosis, indicadas por el corchete; aumento de 400x. (C) Tinción H y E de la sección extraída como se indica en A; se observan esporangios maduros y en diferentes estados de desarrollo (S), zoosporas (Z), esporangios atascados (C), tubos de descarga (D) y septo (cabeza de flecha); aumento de 1000x (barra = 20µm).

stratum basale, *stratum spinosum*, dermis, or glands.

The second tadpole collected was found to be negative for chytridiomycosis upon histological examination of the keratinized mouth parts. However, because only ten sections were taken from the paraffin block for histological examination, possible spores may have been missed (Table 1).

TABLE 1. Specimens examined on 14 July 2002.

TABLA 1. Ejemplares examinados el 14 de julio de 2002.

ID #	Description	Chytrid +/–H and E	Chytrid +/–PAS
01	Adult-collected alive	+	+
02	Adult-collected dead	+	+
03	Tadpole-collected alive	+	No data
04	Tadpole-collected alive	–	–

DISCUSSION

Histological examination of four amphibian specimens collected on 14 July 2002 at 4450 m in the Cordillera Vilcanota in southern Peru indicate the presence of chytridiomycosis, a primitive fungus previously identified as the primary cause of death in several amphibian populations worldwide. The oval spores at various developmental stages present in the *stratum corneum* of both adult and tadpole specimens are morphologically identical to those previously identified as *Batrachochytrium dendrobatidis* (BERGER *et al.*, 1999a, b). Our diagnosis of chytridiomycosis is based upon several morphological criteria, such as the presence of oval to spherical spores found predominately within the *stratum corneum*, associated hyperkeratosis, the absence of hyphae, the presence of various developmental stages of the chytrid, epidermal thickening, and areas of focal erosion adjacent to the infection. In addition, the

sporangia contained a thin, smooth, and uniform cell wall that is PAS positive, and the presence of a discharge tube by which the zoospores may escape is present; the zoospores are often identified as small basophilic masses contained within the sporangia. Our data indicates positive identification of this spore in two adult frogs and one tadpole specimen of *Telmatobius marmoratus*. All sections taken from the dorsal and ventral side of the specimen shown in Fig. 1 were positive for chytridiomycosis. It is noteworthy that the major site of chytridiomycosis occurs in the ventral pelvic area, and the adult frog specimens studied clearly had widespread infection on both the dorsal and ventral sides.

Upon histological examination of the keratinized mouth parts of one tadpole specimen, we found the presence of the chytrid fungus displaying various stages of the developing spore. Tadpoles have also been shown to be susceptible to chytridiomycosis; the infections, however, are restricted to the keratinized mouth parts as the larval body does not contain keratin. In addition, because of the reduced amount of keratin the chytrid fungus has not been found to be lethal in tadpoles, presumably due to localization of the fungus being restricted to the mouthpart. However, infected tadpoles in captivity were shown to suffer high mortality rates 2-3 weeks after metamorphosis (BERGER *et al.*, 1999a). Therefore tadpoles, which in *Telmatobius* take several months before metamorphosing, may serve as a reservoir that enable the chytrid to persist within declining populations (DASZAK *et al.*, 1999).

These findings appear to be the first documentation of a chytrid fungus parasitizing an amphibian in Peru. The site where the frogs were collected is located in a broad glacial valley, the flattish bottom of which is covered with a large high-Andean cushion bog (locally called "bofedales") with *Distichia muscoides, Carex*, and *Stylites*. A stream meanders through the bog and collects numerous small seeps from the valley edges. The growth of the bog itself is encouraged through irrigation, in order to improve the carrying capacity for llama and alpaca stock. We found the frogs only a short distance downstream (< 50 m) of a warm-water lateral seep. Dark eel-like fish (possibly Trichomycteridae) were also present.

Interestingly, a study done in the Peñalara National Park (Spain) identified a chytrid outbreak in the amphibian species *Alytes obstetricans* (BOSCH *et al.*, 2001). These authors found that certain ponds which previously exhibited abundant tadpole populations and high reproduction rates showed a significant drop in tadpole population coincident with the outbreak. They detected a relationship between tadpole population decline and water chemistry, with ponds that lost tadpoles having high levels of Ca^{2+} and Mg^{2+}, and low levels of H^{+}, and NO^{2-}. Our collection site contains several geothermal seeps that would likely create localized geochemical conditions similar to those observed by BOSCH *et al.* (2001). Thus, the possibility exists that geothermal seeps could locally support a favorable environment for the propagation of chytrids. However, anecdotal information provided by local herders suggests that the amphibian decline is very recent, widespread, and affecting at least three different species. Thus causality relating to long-standing environmental features, localized features such as thermal springs, or features which affect a single aquatic species seems unlikely.

There are several possibilities why chytridiomycosis infections are increasing globally and emerging as an infectious disease in South America. Chytrids may represent newly

introduced species that impact susceptible amphibian populations. The virulence of the fungus may also be increasing, while changing environmental stresses relating to climate change and human activities may make amphibian populations more susceptible to infection. Alternatively, the chytrid may already be ubiquitous in the local ecosystem, and a decreased immunity of the amphibians provoked by another pathogen may make the frog more susceptible to the fungus, or chytrid pathogenicity may be enhanced by environmental change. A recent study has reported that secreted antimicrobial peptides derived from several species of frogs have an inhibitory effect on chytrid growth in culture (ROLLINS-SMITH *et al.*, 2002). Frogs naturally secrete these peptides through glands within their skin as part of their innate immunity to pathogens such as bacteria, viruses, and fungi. Some amphibians have been shown to secrete various amounts and types of these peptides, which could account for why some species of frog are more susceptible to death from chytrid infections and why some can live longer with the infection (ROLLINS-SMITH *et al.*, 2002). Perhaps some frogs are capable of limiting these infections by the amount and type of peptide produced, which may explain why not all frogs are equally susceptible to the fungus.

The studies presented here do not identify direct causality of amphibian mortality to the presence of the chytrid fungus found in *Telmatobius* nor address its prevalence in the Andes region. Further studies in the Cordillera Vilcanota, and the Andes in general, would be beneficial to understand the prevalence and habitat specialization of the chytrid fungus at high altitudes in the tropics, and investigation into whether a correlative decline in amphibian population levels is observed in areas in which the chytrid is found would be worthwhile.

Acknowledgements

The contributions of Dr. Esteban Lavilla for his help in identifying the frog specimens, and Geronimo Suclle and his team of “arrieros” for their field support in obtaining the specimens are gratefully acknowledged. Specimens are deposited in the Department of Biology at UNSAAC (Universidad Nacional San Antonio Abad, Cusco, Peru) under the supervision of Prof. Olintho Aguilar.

REFERENCES

BERGER, L., SPEARE, R., DASZAK, P., GREEN, E., CUNNINGHAM, A., GOGGIN, L., SLOCOMBE, R., RAGAN, M., HYATT, A., MCDONALD, K., HINES, H., LIPS, K., MARANTELLI, G. & PARKES, H. (1998): Chytridiomycosis causes amphibian mortality associated with population declines in the rain forests of Australia and Central America. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 95: 9031-9036.

BERGER, L., SPEARE, R. & HYATT, A. (1999a): Chytrid fungi and amphibian declines: overview, implications, and future directions. Pp. 23-33, *in*: Campbell, A. (ed.), *Declines and Disappearances of Australian Frogs*. Natural Heritage Trust, Environment Australia, Canberra.

BERGER, L., SPEARE, R. & KENT, A. (1999b): Diagnosis of chytridiomycosis in amphibians by histologic examination. <http://www.jcu.edu.au/school/phtm/PHTM/frogs/histo/chhisto.htm> [Accessed: September 2002].

BLAUSTEIN, A.R., KIESECKER, J.M., CHIVERS, D.P. & ANTHONY, R.G. (1997): Ambient UV-B radiation causes deformities in amphibian embryos. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 94: 13735-13737.

BOSCH, J., MARTINEZ-SOLANO, I. & GARCÍA-PARÍS, M. (2001) Evidence of a chytrid fungus infection involved in the decline of the common midwife toad (*Alytes obstetricans*) in protected areas of central Spain. *Biological Conservation*, 97: 331-337.

COHEN, M. (2001): Frog decline, frog malformations, and a comparison of frog and human health. *American Journal of Medical Genetics*, 104: 101-109.

DASZAK, P., BERGER, L., CUNNINGHAM, A., HYATT, A., GREEN, E. & SPEARE, R. (1999): Emerging infectious diseases and amphibian population declines. *Emerging Infectious Diseases*, 5: 735-748.

GREEN, D., CONVERSE, K. & SCHRADER, A. (2002): Epizootiology of sixty-four amphibian morbidity and mortality events in the USA, 1996-2001. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 969: 323-339.

HOULAHAN, J., FINDLAY, S., SCHMIDT, B., MEYER, A. & KUZMIN, S. (2000): Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature*, 404: 752-755.

KIESECKER, J., BLAUSTEIN, A. & BELDEN, L. (2001): Complex causes of amphibian population declines. *Nature*, 410: 681-684.

LONGCORE, J., PESSIER, A.P. & NICHOLS, D.K. (1999): *Batrochochytridium dendrobatidis* gen. et sp. nov., a chytrid pathogenic to amphibians. *Mycologia*, 91: 219-227.

ROLLINS-SMITH, L., CAREY, C., LONGCORE, J., DOERSAM, J., BOUTTE, A., BRUZGAL, J. & CONLON, M. (2002): Activity of antimicrobial skin peptides from ranid frogs against *Batrachochytrium dendrobatidis*, the chytrid fungus associated with global amphibian declines. *Developmental and Comparative Immunology*, 26: 471-479.

RON, S. & MERINO, A. (2000): Amphibian declines in Ecuador: overview and first report of chytridiomycosis from South America. <http://www2.open.ac.uk/biology/froglog/FROGLOG-42-4.html> [Accessed: October 2002].

SPEARE, R. & BERGER, L. (2000): Global distribution of chytridiomycosis in amphibians. <http://www.jcu.edu.au/school/phtm/PHTM/frogs/chyglob.htm> [Accessed: September 2002].

WILLIAMS, S. & HERO, J. (1998): Rainforest frogs of the Australian wet tropics: guild classification and ecological similarity of declining species. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 265: 597-602.

Monogr. Herpetol. (2005) 7:283-349

Lista sistemática y bibliografía comentada sobre el género *Telmatobius*

ESTEBAN O. LAVILLA

Instituto de Herpetología, Fundación Miguel Lillo-CONICET, Miguel Lillo 251, 4000 San Miguel de Tucumán, Argentina

Resumen: Se presenta un listado taxonómico y una bibliografía comentada del género *Telmatobius* que resumen la información actualizada por los autores del presente volumen, aportando una base sobre la que establecer futuros estudios.
Palabras clave: bibliografía, lista sistemática, *Telmatobius.*

Abstract: Checklist and annotated bibliography of the genus *Telmatobius*. – The following check-list and annotated bibliography on the frog genus *Telmatobius* summarize the information updated by the contributors of this volume, to establish a baseline for further studies.
Key words: bibliography, checklist, *Telmatobius.*

INTRODUCCIÓN

Durante la realización del VI Congreso Latinoamericano de Herpetología (enero de 2003, Lima, Perú) se realizó un simposio sobre el género *Telmatobius*. Las ponencias tenían por objeto sintetizar la información disponible sobre este grupo y los especialistas coincidieron en destacar que muchos de los taxones reconocidos en este género fueron descritos siguiendo ideas tipológicas y es necesaria una revisión taxonómica exhaustiva, que existe una notable variabilidad intra e interespecífica que complica esa tarea, que los límites entre *Telmatobius* y *Batrachophrynus* necesitan ser analizados de manera exhaustiva, que existen notables vacíos de información en diversos campos y que se trata de un género cuyas especies están fuertemente amenazadas en casi todo su rango de distribución, habiéndose constatado ya la desaparición de varias de ellas.

El futuro para los anfibios de las regiones montañosas del oeste de América del Sur (y en particular para *Telmatobius*) se presenta difícil y es necesario sumar voluntades entre los herpetólogos para llenar los claros que existen en nuestro conocimiento. Para ello se hace imprescindible establecer una base sobre la cual asentar las futuras líneas de investigación y ese es el objetivo de este capítulo de síntesis.

Se incluye aquí una lista taxonómica, que informa sobre la condición e identificación de los tipos portadores de nombre y localidades tipo de cada taxón, el estado de conservación según las categorías y criterios de las listas rojas (UICN, 2001), resultante del Global Amphibian Assessment (IUCN *et al.*, 2004) y sus sinónimos. En este último caso se optó por utilizar el nombre que consta en la publicación original, evitándose incluir cresonimias, vacío que se cubre en cierto modo en el apartado Citas para cada taxón. Cuando se consideró pertinente, se incluyó una sección de comentarios.

La bibliografía comentada reúne más de tres centenares de citas, algunas de las cuales fueron publicadas en medios de poca difusión y/o que no aparecen en los índices

usuales de referencia y trata de ser exhaustiva en su temática. Por razones de síntesis los comentarios se refieren únicamente a la información contenida sobre *Telmatobius*, aunque en muchos casos el alcance de la obra analizada sea mayor. No se incluyen aquí documentos que no constituyan una publicación en el sentido de los artículos 8 y 9 del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN), ni se hace referencia a los numerosos artículos disponibles en la World Wide Web, dada la mutabilidad de sitios y contenidos, con excepción de alguna referencia aislada a la base de datos de anfibios del American Museum of Natural History (citado como FROST, 2004) y los ya mencionados resultados del Global Amphibian Assessment.

LISTA SISTEMÁTICA

Abreviaturas:

AMNH: American Museum of Natural History, Nueva York, Estados Unidos.

ANSP: Academy of Natural Sciences, Filadelfia, Estados Unidos.

BMNH: British Museum (Natural History), Londres, Inglaterra.

CAS-SU: Colección de la Stanford University, hoy albergada en la California Academy of Science, San Francisco, Estados Unidos. También como SU.

CBF: Colección Boliviana de Fauna, La Paz, Bolivia.

CET: Centro de Estudios Tropicales, Sevilla, España.

CNHM: Field Museum of Natural History, Chicago, Estados Unidos.

DBGUCH: Departamento de Biología Celular y Genética, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

FML: Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.

IBA-UNC: Instituto de Biología Animal, Universidad de Cuyo, Mendoza, Argentina.

IZUA: Instituto de Zoología, Universidad Austral, Valdivia, Chile.

KU: Museum of Natural History, University of Kansas, Lawrence, Kansas, Estados Unidos.

LSUMZ: Louisiana State University, Museum of Zoology, Baton Rouge, Estados Unidos.

MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina.

MCZ: Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Estados Unidos.

MHNJP: Museo de Historia Natural Javier Prado, Lima, Perú.

MHNSM: Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú (nuevo acrónimo de MHNJP).

MNHNP: Muséum National d’Histoire Naturelle, Paris, Francia.

MNK-AM: Colección de Anfibios, Museo Noel Kempff Mercado, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. También como NK.

MZUC: Museo de Zoología, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

NHMW: Naturhistorisches Museum, Wien, Austria.

UF: Florida State Museum, University of Florida, Florida, Estados Unidos.

UMMZ: University of Michigan, Museum of Zoology, Ann Arbor, Michigan, Estados Unidos.

URP: Museo de Historia Natural, Universidad Ricardo Palma, Lima, Perú.

ZMB: Universität Humboldt, Zoologisches Museum, Berlín, Alemania.

Telmatobius Wiegmann, 1834,
in Meyen (ed.), *Reise um die Erde…*: 512.

Etimología: Gr. *Telma,* agua estancada, laguna, pantano + *bios*, vida.

Tipo portador de nombre: *Telmatobius peruvianus,* por monotipia.

Localidad tipo: “Peru”. Véase Comentarios en *T. peruvianus*.

Conservación: De los 51 taxones considerados en el *Global Amphibian Assessment* (IUCN *et al.,* 2004), ocho se encuentran la categoría En Peligro Crítico (CR), 20 En Peligro (EN), 10 Vulnerables (VU), tres Casi Amenazados (NT), uno Preocupación Menor (LC) y nueve Datos Insuficientes (DD).

Comentarios: *Telmatobius* fue incluido en la familia Telmatobiidae por MIRANDA-RIBEIRO (1920, 1924, 1926).

Citas: Incluye aquellas publicaciones en las que aparece el nombre *Telmatobius* sin atribución específica: ALTIG & MCDIARMID (1999), BAUER & ADLER (2001), CEI (1953, 1960, 1968, 1969, 1986), CEI *et al.* (1963), COPE (1865), DOAN (2003), DUBOIS (1984), DUELLMAN (1979), DUELLMAN & TRUEB (1986), FITZINGER (1843), GALLARDO (1965, 1973), GRAY *et al.* (1997), HEYER (1975), HOFFMANN (1873/78), KÖHLER *et al.* (1998), LAURENT (1979a, b, 1986), LAVILLA (1985, 1988a, b, 1994b, 1997), LAVILLA & SCROCCHI (1986), LEHR *et al.* (2002b), LUTZ (1969), LYNCH (1971, 1973), MAXSON & HEYER (1982), MIRANDA-RIBEIRO (1920, 1926), MIVART (1869), NIEDEN (1923), NISHIKAWA (1999), NOBLE (1922, 1931), PHILIPPI (1902), REICHLE (2003a), RODRÍGUEZ (2001), TRUEB (1993), TSCHUDI (1838), TYLER (1979), VELLARD (1952, 1954a “1951”, 1954b, 1955a, 1981, 1991, 1992), VILLWOCK (1994), WIEGMANN (1834, 1835a, b), WILLIAMS & ECHEVERRIA (1995).

Sinónimos:

Cophaeus Cope, 1889.
Bull. U.S. Natl. Mus., 34: 312, 381.

Etimología: Gr. *kophos,* lerdo, obstuso + *-eus,* que tiene condición de.

Comentarios: Propuesto como un nombre de reemplazo para *Telmatobius* en el sentido de BOULENGER (1882) no de WIEGMANN (1834). En la sinonimia de *Telmatobius* por BARBOUR & NOBLE (1920).

Citas: BARBOUR & NOBLE (1920), COCHRAN (1955), COPE (1889).

Pseudobatrachus Peters, 1873.
Monatsber. Preuss. Akad. Wiss. Berlin, 1873: 415.

Etimología: Gr. *pseudos,* mentira, falso + *batrachos,* rana.

Tipo portador de nombre: *Pseudobatrachus jelskii*, por monotipia.

Localidad tipo: Colonia Amable María, Montaña de Vitoc, Perú. No localizada.

Comentarios: Véase localidad tipo en *Telmatobius jelskii*. En la sinonimia de *Telmatobius* por Boulenger (1882).

Citas: BAUER *et al.* (1995), BOULENGER (1882), PETERS (1873).

Telmatobius arequipensis arequipensis
Vellard, 1955. *Mem. Mus. Hist. J. Prado*, 4: 19-20.

Etimología: *Arequipa*, localidad del S de Perú + Lat. -*ensis*, sufijo que denota lugar o localidad.

Tipo portador de nombre: LAVILLA (1988c) designó lectotipo a MNHNP 1957/861 (previamente MHNJP 366), macho adulto. Posteriormente MORALES *et al.* (1990) designaron lectotipo a un ejemplar N°366 de 54.5 mm de longitud total, bajo el número MHNJP 3916, en una acción nomenclatorial sobre la que de LAVILLA (1988c) tiene precedencia (ICZN 74.1.3).

Localidad tipo: En la descripción original, “Riachuelo chico de las Termas de Jesús”, “Termas de Yura, pozo de agua tibia” y “Arequipa”. Restringido a Arequipa (16° 24’ S, 71° 33’ W), Perú (ICZN 76.2).

Conservación: Vulnerables (VU), criterio A2ad (como *T. arequipensis*) (IUCN *et al.*, 2004).

Comentarios: La descripción se basó en MHNJP 0063, 153, 331 y 366. Las medidas

se tomaron sobre un total de 16 adultos y ocho juveniles (VELLARD 1955b).

Citas: Como *T. arequipensis*: AGUILAR & PACHECO (2005), CÓRDOVA & DESCAILLEAUX (2005), CÓRDOVA *et al.* (1987), DUELLMAN (1999), FROST (1985), HENLE (1992), HERRMANN (1999), LEHR (2005), LYNCH (1978), MORALES (1995), RIVERA *et al.* (1980), RODRÍGUEZ *et al.* (1993), VELLARD (1955a). Como *T. arequipensis arequipensis*: CEI (1986), DE MACEDO (1960), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), LAVILLA (1988c, 1997), MORALES *et al.* (1990), PEFAUR *et al.* (1978), VELLARD (1960).

Telmatobius arequipensis natator
Vellard, 1955. *Mem. Mus. Hist. Nat. J. Prado*, 4: 20.

Etimología: Lat. *natator*, nadador, que nada.

Tipo portador de nombre: MHNJP 556, sin indicación formal sobre el número de ejemplares en la descripción original. MORALES *et al.* (1990) designaron al sintipo hembra de 50.7 mm de longitud total como lectotipo, con el número MHNJP 3905.

Localidad tipo: Riachuelo en Characato, cerca de Arequipa (16° 28' S, 71° 29' W).

Conservación: Vulnerable (VU), criterio A2ad (como *T. arequipensis*) (IUCN *et al.*, 2004).

Comentarios: 26 adultos fueron medidos en la descripción original (p. 25).

Citas: CEI (1986), DE MACEDO (1960), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), MORALES *et al.* (1990), PEFAUR *et al.* (1978), VELLARD (1955b, 1960).

Telmatobius atacamensis Gallardo, 1962.
Neotropica, 8: 46.

Etimología: Atacama, cultura aborigen que habitó el N de Argentina y Chile; topónimo frecuente en la región + Lat. *-ensis*, sufijo que denota lugar o localidad.

Tipo portador de nombre: MACN 2136, macho adulto.

Localidad tipo: San Antonio de los Cobres, Salta (24° 11' S, 66° 21' W), Argentina.

Conservación: En Peligro Crítico (CR), criterio A2ace; B1ab(ii,iii,iv,v) + 2ab(ii,iii,iv,v) (IUCN *et al.*, 2004).

Comentarios: Bajo el mismo número se incluyeron holotipo, alotipo y paratipos. Este taxón se encuentra en gravísima regresión numérica o extinto, debido a una multiplicidad de factores, entre los que se destacan destrucción de hábitat, introducción de *Salmo* spp. y actividades mineras.

Citas: BERTONATTI (1994), CEI (1980, 1986, 1987), CHEBEZ (1994), DUELLMAN (1999), FROST (1985), GALLARDO (1962, 1987a, b), GALLARDO & VARELA DE OLMEDO (1992), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), LAURENT (1970b), LAVILLA (1994a "1992", 2001), LAVILLA & BARRIONUEVO (2005), LAVILLA & CEI (2001), LAVILLA *et al.* (2000a), LYNCH (1978, 1986).

Telmatobius atahualpai Wiens, 1993.
Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, 162: 44.

Etimología: Sustantivo latinizado en modo genitivo masculino de Atahualpa, último Inca previo a la conquista de Perú por la expedición de Pizarro.

Tipo portador de nombre: KU 212485, hembra subadulta.

Localidad tipo: Ladera norte del Abra Barro Negro, 24 km SSW Leimebamba (07° 48' S, 77° 51' W), 3740 m, Departamento Amazonas, Perú.

Conservación: Datos Insuficientes (DD) (IUCN *et al.*, 2004).

Citas: DUELLMAN (1999), LEHR (2005), WIENS (1993).

Telmatobius bolivianus Parker, 1940.
Trans. Linn. Soc. London, 3(1): 213.

Etimología: Bolivia + Lat. *-anus*, perteneciente a.

Tipo portador de nombre: BMNH 1940.4.3.83, macho adulto.

Localidad tipo: Chaco (16° 20' S, 67° 48' W), caserío sobre el río Unduavi, ca. 25 km NW de Puente de la Via (= Puente Villa), ca. 2600 m, Bolivia.

Conservación: Casi Amenazado (NT) (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: Originalmente descrito como *T. bolivianus*, y considerado sinónimo de *T. verrucosus* por VELLARD (1951). Posteriormente, VELLARD (1969 "1968") consideró a este taxón como subespecie de *T. marmoratus*. DE LA RIVA *et al.* (2000) y KÖHLER (2000) consideraron a este taxón como especie plena, sin justificar su decisión, hecho que formalizó posteriormente DE LA RIVA (2005), quien, además, incluye en su sinonimia a *Telmatobius ifornoi*. Este taxón no fue considerado en algunas listas de referencia (e.g. GORHAM, 1974; HARDING, 1983). LAVILLA & DE LA RIVA (1993) describieron bajo este nombre larvas de *T. espadai* (véase DE LA RIVA, 2005).

Citas: Como *T. bolivianus*: DE LA RIVA (2005), DE LA RIVA *et al.* (2000), KÖHLER (2000), PARKER (1940), REICHLE (2003b), VELLARD (1951, 1969 "1968", 1970). Como *T. marmoratus bolivianus*: CEI (1986), VELLARD (1969 "1968", 1970).

Sinónimos:

Telmatobius ifornoi Lavilla & Ergueta Sandoval, 1999. *Amphibia-Reptilia*, 20(1): 56.

Etimología: Lat. *ifornoi,* sustantivo en modo genitivo masculino compuesto por la inicial del nombre sumada al apellido de I[gnacio] Forno, colector del material sobre el que se basó la descripción.

Tipo portador de nombre: CBF 02072, macho adulto.

Localidad tipo: Chuspipata (16º 18' S, 67º 48' W), Provincia Nor-Yungas, Departamento La Paz, Bolivia.

Comentarios: Sinonimia según DE LA RIVA (2005).

Citas: DE LA RIVA (2005), DE LA RIVA *et al.* (2000), LAVILLA & ERGUETA (1999), REICHLE (2003b).

Telmatobius brevipes Vellard, 1951.
Mem. Mus. Hist. Nat. J. Prado, 1: 71.

Etimología: Lat. *brevis,* corto + *pes*, pata.

Tipo portador de nombre: MHNJP 246/3, macho adulto.

Localidad tipo: Huamachuco (07° 48' S, 78° 04' W), Perú.

Conservación: Amenazado (EN), criterio A3e (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: MORALES *et al.* (1990) no mencionan al holotipo de este taxón, señalando, sin embargo, la existencia de 11 paratipos a los que otorgan los números MHNJP 3739-2749, en sustitución del número MHNJP 249. WIENS (1993) erróneamente designó lectotipo a MHNSM 3743.

Citas: AGUILAR & PACHECO (2005), BURTON (1998), CEI (1986), DE MACEDO (1960), DUELLMAN (1999), FROST (1985), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), HERRMANN (1999), LAVILLA (1997), LEHR (2005), LYNCH (1978, 1986), MORALES (1995), RODRÍGUEZ *et al.* (1993), VELLARD (1951, 1955a), WIENS (1993).

Telmatobius brevirostris Vellard, 1955.
Mem. Mus. Hist. Nat. J. Prado, 4: 21-22.

Etimología: Lat. *brevis,* corto + *rostrum,* hocico.

Tipo portador de nombre: MHNJP 424, sin indicación formal sobre el número de ejemplares en la descripción original. MORALES *et al.* (1990) designaron al sintipo macho de 52.1 mm de longitud total como lectotipo, con el número MHNSM 7676.

Localidad tipo: Chasqui (10° 07' S, 76° 10' W), Provincia Ambo, Perú.

Conservación: Amenazado (EN), criterio B1ab(iii).

Comentarios: VELLARD (1955b) reconoció tres subespecies, *T. brevirostris brevirostris, T.b. parvulus* y *T.b. punctatus,* que fueron incluidas en la sinonimia de *T. brevirostris* por SINSCH *et al.* (1995). LEHR (2005) reconoce a *T. punctatus* como especie plena.

Citas: Como *T. brevirostris*: DUELLMAN (1999), FROST (1985), LEHR (2005), LYNCH (1978, 1986), MORALES (1995), RODRÍGUEZ *et al.* (1993), SINSCH *et al.* (1995). Como *T. brevirostris brevirostris*: CEI (1986), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), DE MACEDO (1960), MORALES (1995), MORALES *et al.* (1990), VELLARD (1955b).

Sinónimos:

Telmatobius brevirostris parvulus Vellard, 1955.
Mem. Mus. Hist. Nat. J. Prado, 4: 22-23.

Etimología: Lat. *parvus*, pequeño.

Tipo portador de nombre: MHNJP 493, sin indicación formal sobre el número de ejemplares en la descripción original. MORALES *et al.* (1990) designaron al sintipo hembra de 50.2 mm de longitud total como lectotipo, con el número MHNSM 7666.

Localidad tipo: Caina (16° 24' S, 71° 30' W), Huanuco, Perú.

Comentarios: 12 adultos y un juvenil fueron medidos en la descripción original (p. 26). Sinonimia según SINSCH *et al.* (1995).

Citas: CEI (1986), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), DE MACEDO (1960), MORALES *et al.* (1990), SINSCH *et al.* (1995), VELLARD (1955b).

Telmatobius carrillae Morales, 1988.
Rev. Bras. Zool., 5(4): 603.

Etimología: Lat. *carrillae*, sustantivo en modo genitivo femenino de Carrillo (Nelly), herpetóloga peruana.

Tipo portador de nombre: MHNSM 1528 en la descripción original.

Localidad tipo: Puna de Crusjircan (09° 14' S, 77° 02' W), 3 km N de Yuracyacu, Provincia Antonio Raimondi, Ancash, 3950 m, Perú.

Conservación: Vulnerable (VU), criterio A3e (IUCN *et al.*, 2004).

Citas: AGUILAR & PACHECO (2005), CÓRDOVA & DESCAILLEAUX (2005), DUELLMAN (1999), LEHR (2005), LEHR & FUENTES (2000), MORALES (1988, 1995), RODRÍGUEZ *et al.* (1993), SINSCH *et al.* (1995, 2005).

Telmatobius ceiorum Laurent, 1970.
Acta Zool. Lilloana, 25: 214.

Etimología: Lat. *ceiorum*, sustantivo en modo genitivo plural de Cei (José M. y Roberto), herpetólogo ítalo-argentino y paleontólogo argentino, respectivamente.

Tipo portador de nombre: FML 01372, macho adulto.

Localidad tipo: Proximidades de La Banderita (27° 08' S, 66° 02' W), Catamarca, Argentina.

Conservación: Amenazado (EN), criterio Blab(iii) + 2ab(iii) (IUCN *et al.*, 2004).

Citas: ALTIG & JOHNSTON (1986), BERTONATTI (1994), CANATELLA (1999), CEI (1980, 1986, 1987), CHEBEZ (1994), DUELLMAN (1999), FROST (1985), GALLARDO (1987a, b), GALLARDO & VARELA DE OLMEDO (1992), HAAS (1995), HARDING (1983), LAURENT (1970a, b, 1973), LAURENT & TERÁN (1981), LAVILLA (1984b, 1994a "1992", 2001), LAVILLA & BARRIONUEVO (2005), LAVILLA & CEI (2001), LAVILLA & FABREZI (1993), LAVILLA & MANZANO (1995), LAVILLA & SCROCCHI (1992), LAVILLA *et al.* (1993, 2000a, b), LYNCH (1978), MORALES (1995), MORESCALCHI (1973).

Telmatobius cirrhacelis Trueb, 1979.
Copeia, 1979(4): 715.

Etimología: Gr. *kirrhos,* de color naranja + *kelis*, mancha.

Tipo portador de nombre: KU 165991, hembra adulta.

Localidad tipo: Abra de Zamora (03° 59' S, 79° 07' W), 13 km E Loja, Ecuador.

Conservación: En Peligro Crítico (CR), criterio A2ace; B1ab(i,ii,iii,iv,v) + 2ab(i,ii,iii,iv,v) (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: *Telmatobius cirrhacelis* no ha sido registrada desde marzo de 1987, a pesar de los esfuerzos de búsqueda realizados (véase MERINO-VITERI *et al*., 2005).

Citas: CEI (1986), COLOMA (1991), DUELLMAN (1999), FROST (1985), HARDING (1983), MERINO-VITERI *et al.* (2005), TRUEB (1979).

Telmatobius colanensis Wiens, 1993.
Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, 162: 50.

Etimología: *Colan,* nombre de la cordillera peruana donde habita la especie + Lat. -*ensis*, sufijo que denota lugar o localidad.

Tipo portador de nombre: LSUMZ 37102, macho adulto.

Localidad tipo: Cordillera de Colán, SE La Peca (ca. 05° 34' S, 78° 19' W), 2410 m, Departamento Amazonas, Perú.

Conservación: Amenazado (EN), criterio A3e (IUCN *et al*., 2004).

Citas: DUELLMAN (1999), LEHR (2005), WIENS (1993).

Telmatobius contrerasi Cei , 1977.
J. Herpetol., 11(3): 359.

Etimología: Lat. *contrerasi,* sustantivo en modo genitivo masculino de Contreras (Julio Rafael), zoólogo argentino.

Tipo portador de nombre: IBA-UNC 2420 (1), macho adulto.

Localidad tipo: Cerro Madrid (29° 39' S, 68° 36' W), Valle del Río Gualcamayo, San Juan, Argentina.

Conservación: Datos Insuficientes (DD) (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: Es el taxón más austral conocido para el género *Telmatobius*.

Citas: BERTONATTI (1994), CEI (1977, 1980, 1986, 1987), CEI & CASTRO (1978), CHEBEZ (1994), DUELLMAN (1999), FROST (1985), GALLARDO (1987a, b), GALLARDO & VARELA DE OLMEDO (1992), HARDING (1983), LAVILLA (1994a "1992", 2001), LAVILLA & BARRIONUEVO (2005), LAVILLA & CEI (2001), LAVILLA *et al.* (2000a, 2002), LYNCH (1986).

Telmatobius culeus (Garman, 1875).
Bull. Mus. Comp. Zool., 3: 276.

Etimología: Lat. *culeus*, bolsa, escroto.

Tipo portador de nombre: No definidos en la descripción original.

Localidad tipo: "Extensive beds of weeds which occur on the bottom of Lake Titicaca". VELLARD (1953) la restringe a "Proximidades de Isla del Sol" (16° 01' S, 69° 10' W), Bolivia.

Conservación: En Peligro Crítico (CR), criterio A2acde (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: Descrita originalmente como *Cyclorhamphus culeus* (enmienda injustificada de *Cycloramphus*), y transferida a *Telmatobius* por BARBOUR & NOBLE (1920). La especie cuenta con una extensa sinonimia. *Telmatobius culeus dispar, T.c. escomeli, T.c. exsul, T.c. fluviatilis, T.c. lacustris* fueron considerados sinónimos de *T. culeus* por SINSCH *et al.* (1995), mientras que la sinonimia de *Telmatobius albiventris albiventris, T.a. globulosus, T.a. parkeri, T.a. punensis, Telmatobius crawfordi crawfordi y T.c. semipalmatus* está implícita en BENAVIDES *et al*. (2002a). Véase en la sinonimia la historia nomenclatorial de cada una de estas entidades.

Citas: Como *T. culeus*: ACCAME MURATORI *et al.* (1976a, b), AGUILAR & PACHECO (2005), ALLEN (1922), ANDREI (1979), AUTORIDAD NACIONAL DEL LAGO TITICACA & PNUD (2001), BARBOUR &

NOBLE (1920), BENAVIDES (2005), BENAVIDES *et al.* (2002a), BOULENGER (1882), BURTON (1998), CANATELLA (1999), CARPINE (1986), CEI (1986), DEJOUX (1994a, b), DE LA RIVA (1990, 2005), DE LA RIVA *et al.* (2000), DUELLMAN (1999), ERGUETA & HARVEY (1996), ERGUETA & SARMIENTO (1992), FONTÚRBEL *et al.* (2003), FROST (1985), GARMAN (1875), HÄUPL & TIEDEMANN (1978), HÄUPL *et al.* (1994), HERRE (1960), HERRMANN (1999), HUTCHINSON (1982), HUTCHINSON *et al.* (1976), IANNACONE (2003b), IBÁÑEZ (1998), IBISCH & CÁCERES (2003), KLUGE (1983), LEHR (2005), LYNCH (1978, 1986), MARX (1958), MIRANDA (1978), MORALES (1995), PARKER (1882 "1881"), PÉREZ BEJAR (2005), REICHLE (2003b), RODRÍGUEZ *et al.* (1993), SINSCH & JURASKE (1995), SINSCH *et al.* (1995), STADIE (1962), TERRAZAS (1969, 1975), VELLARD (1951, 1953, 1955a). Como *T. culeus culeus*: DE MACEDO (1960), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), PARKER (1940), VELLARD (1953, 1954b).

Sinónimos:

Telmatobius culeus albiventris Parker, 1940. *Trans. Linn. Soc.*, 3(1): 211.

Etimología: Lat. *albus,* blanco + *venter*, vientre.

Tipo portador de nombre: 13 machos, 13 hembras y 19 juveniles, sin indicación de número ni colección de depósito en la descripción original. Al menos BMNH (1940-4-1) 1, 2, 3, 5, 8, 9, 11, 13, 24, 26 y 28 pertenecerían a la serie tipo.

Localidad tipo: Lago Pequeño, en los alrededores de la Isla Taquiri (16° 18' S, 68° 49' W) y Punta Taraco (15° 18' S, 69° 58' W), Bolivia.

Comentarios: *T. culeus albiventris* fue elevado a estatus específico por VELLARD (1953), quien describió tres subespecies además de la nominal (*vide infra*). Su sinonimia actual está implícita en BENAVIDES *et al.* (2002a). En relación a la localidad tipo, Lago Pequeño es la región meridional del lago Titicaca, al sur del Estrecho de Tiquina y conocida corrientemente como Lago Huiñamarca, Huiñaimarca o Uiñamarca, en Bolivia, no en Perú.

Citas: Como *T.culeus albiventris*: PARKER (1940). Como *T. albiventris*: DE LA RIVA (1990), DUELLMAN (1999), ERGUETA & HARVEY (1996), FROST (1985), LYNCH (1978, 1986), MORALES (1995), RODRÍGUEZ *et al.* (1993), VELLARD (1951, 1955a). Como *T. albiventris albiventris*: BENAVIDES (2005), BENAVIDES *et al.* (2002a), CEI (1986), DE MACEDO (1960), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), VELLARD (1953, 1954b).

Telmatobius albiventris globulosus Vellard, 1960. *Mem. Mus. Hist. Nat. J. Prado*, 10: 14.

Etimología: Lat. *globus*, pelota, esfera.

Tipo portador de nombre: MHNJP 330, hembra adulta. Renumerado como MHNSM 7747 por MORALES *et al.* (1990).

Localidad tipo: Playa de Copani (15° 27' S, 68° 54' W), Lago Huiñamarca, Bolivia.

Comentarios: Como se señala en la descripción original, el tipo fue capturado por pescadores Aymara entre 2 y 3 m de profundidad. Su sinonimia actual está implícita en BENAVIDES *et al*. (2002a).

Citas: BENAVIDES (2005), BENAVIDES *et al.* (2002a), CEI (1986), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), MORALES *et al.* (1990), VELLARD (1960).

Telmatobius albiventris parkeri Vellard, 1951. *Mem. Mus. Hist. Nat. J. Prado*, 1: 58.

Etimología: Lat. *parkeri*, Sustantivo en modo genitivo masculino de Parker (H.W.), zoólogo inglés.

Tipo portador de nombre: MHNJP 157, 2 machos y 5 hembras. MORALES *et al.* (1990) designaron el sintipo hembra de 65.2 mm de longitud total como lectotipo, con el número MHNSM 7653.

Localidad tipo: Laguna de Arapa (15° 10' S, 70° 01' W), al norte del lago Titicaca, Perú.

Comentarios: Su sinonimia actual está implícita en BENAVIDES *et al*. (2002a).

Citas: BENAVIDES (2005), BENAVIDES *et al.* (2002a), CEI (1986), DE MACEDO (1960), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), MORALES *et al.* (1990), VELLARD (1951, 1953, 1954b).

Telmatobius albiventris punensis Vellard, 1951. *Mem. Mus. Hist. Nat. J. Prado*, 1: 57.

Etimología: Quechua *puna*, tierra alta y fría + Lat. -*ensis*, sufijo que denota lugar o localidad.

Tipo portador de nombre: MHNJP 237, 2 machos y 3 hembras; MHNJP 238, 8 individuos no sexados. MORALES *et al.* (1990) designaron el sintipo hembra N°237 de 60.5 mm de longitud total como lectotipo, con el número MHNSM 12423.

Localidad tipo: Isla Amantani (15° 40' S, 69° 43' W) y Bahía de Puno (15° 50' S, 70° 02' W), lago Titicaca, Perú.

Comentarios: Su sinonimia actual está implícita en BENAVIDES *et al*. (2002a).

Citas: BENAVIDES (2005), BENAVIDES *et al.* (2002a), DE MACEDO (1960), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), MORALES *et al.* (1990), VELLARD (1951, 1953, 1954b).

Telmatobius escomeli crawfordi Parker, 1940. *Trans. Linn. Soc. London*, 3(1): 12.

Etimología: Lat. *crawfordi*, sustantivo en modo genitivo masculino de Crawford (?).

Tipo portador de nombre: 2 machos adultos, 5 machos inmaduros, 8 hembras inmaduras y 10 juveniles, sin indicación de colección de depósito en la descripción original. Al menos BMNH (1940-4-3) 8, 18, 22 y 24 pertenecen a la serie tipo.

Localidad tipo: Lagunilla Saracocha (15° 44' S, 70° 43' W), Perú.

Comentarios: *T. escomeli crawfordi* fue elevado a estatus específico por VELLARD (1953), quien describió dos subespecies además de la nominal (*vide infra*). Su sinonimia actual está implícita en BENAVIDES *et al*. (2002a).

Citas: Como *T. escomeli crawfordi*: PARKER (1940), VELLARD (1951, 1953). Como *T. crawfordi*: DUELLMAN (1999), FROST (1985), GORHAM (1974), LYNCH (1978, 1986), MORALES (1995), RODRÍGUEZ *et al.* (1993), VELLARD (1953, 1955a). Como *T. crawfordi crawfordi*: BENAVIDES (2005), BENAVIDES *et al.* (2002a), CEI (1986), DE MACEDO (1960), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), VELLARD (1954b).

Telmatobius crawfordi semipalmatus Vellard, 1953. *Mem. Mus. Hist. Nat. J. Prado*, 2: 47.

Etimología: Lat. *semis,* mitad + *palmatus,* similar a una palma (se refiere a la membrana interdigital).

Tipo portador de nombre: 2 machos, 6 hembras y 4 juveniles, sin identificación o indicación sobre la colección de depósito en la descripción original. MORALES *et al.* (1990) consideraron al sintipo MHNJP 531, hembra de 66.0 mm de longitud total como lectotipo, con el número MHNSM 7685.

Localidad tipo: La Calzada, salida del lago Chajchora (15° 44' S, 70° 43' W), Perú.

Comentarios: Su sinonimia actual está implícita en BENAVIDES *et al*. (2002a).

Citas: BENAVIDES (2005), BENAVIDES *et al.* (2002a), CEI (1986), DE MACEDO (1960), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), MORALES *et al.* (1990), VELLARD (1953, 1954b).

Telmatobius culeus dispar Vellard, 1953. *Mem. Mus. Hist. Nat. J. Prado*, 2: 40.

Etimología: Lat. *dispar,* diferente.

Tipo portador de nombre: LAVILLA (1988c) designó lectotipo a MNHNP 1957/854 (previamente MHNJP 617), macho adulto. Posteriormente MORALES *et al.* (1990) designaron lectotipo a un ejemplar N° 621, macho de 110.6 mm de longitud total, bajo el número MHNJP 7772, en una acción nomenclatorial sobre la que LAVILLA (1988c) tiene precedencia (ICZN 74.1.3).

Localidad tipo: Rio Juliaca (15° 35' S, 69° 54' W), entre su confluencia con Río Cabanillas y el lago Titicaca, Perú.

Comentarios: En la sinonimia de *T. culeus* por SINSCH *et al.* (1995).

Citas: CEI (1986), DE MACEDO (1960), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), LAVILLA (1988c, 1997), MORALES *et al.* (1990), SINSCH *et al.* (1995), VELLARD (1953).

Telmatobius culeus fluviatilis Vellard, 1953. *Mem. Mus. Hist. Nat. J. Prado*, 2: 40.

Etimología: Lat. *fluviatilis,* perteneciente a un río.

Tipo portador de nombre: 12 adultos (no sexados) y 6 juveniles, sin identificación o indicación sobre la colección de depósito. MORALES *et al.* (1990) consideraron al sintipo

MHNJP 621, macho de 110.6 mm de longitud total como lectotipo, con el número MHNSM 7755.

Comentarios: En la sinonimia de *T. culeus* por SINSCH *et al.* (1995).

Localidad tipo: Río Ilave, frente a Huallata (16° 00' S, 69° 27' W), Perú.

Citas: CEI (1986), DE MACEDO (1960), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), MORALES *et al.* (1990), SINSCH *et al.* (1995), VELLARD (1953).

Telmatobius culeus lacustris Vellard, 1953. *Mem. Mus. Hist. Nat. J. Prado*, 2: 41.

Etimología: Lat. *lacus,* lago + Gr. *-tris,* sufijo que denota activo en.

Tipo portador de nombre: No definido en la descripción original, aunque dos adultos de Azangaro y uno de Umayo fueron medidos (VELLARD, 1953). MORALES *et al.* (1990) consideraron al ejemplar MHNJP 593, hembra de 77.5 mm de longitud total como lectotipo, con el número MHNSM 7674.

Localidad tipo: Laguna de la Hacienda Checayani (14° 49' S, 70° 01' W), Perú.

Comentarios: En la sinonimia de *T. culeus* por SINSCH *et al.* (1995).

Citas: CEI (1986), DE MACEDO (1960), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), MORALES *et al.* (1990), SINSCH *et al.* (1995), VELLARD (1953).

Telmatobius escomeli Angel, 1923. *Ann. Sci. Nat. Paris*, 6: 108.

Etimología: Lat. *escomeli*, sustantivo en modo genitivo masculino de Escomel (E.).

Tipo portador de nombre: No definido en la descripción original. El tipo portador de nombre, de acuerdo a los registros del Museo de Paris es MNHNP 1922/242 (757), no sexado.

Localidad tipo: "Lac Titicaca (region peruvienne)". Restringida a Lagunillas (15° 44' S, 70° 43' W), Perú, por PARKER (1940), afirmación apoyada por VELLARD (1953), quien propuso que esta localidad fuera considerada *terra typica*; este criterio fue seguido por SCHMIDT (1954).

Comentarios: Considerado como subespecie de *T. culeus* por VELLARD (1953). En la descripción original, la localidad tipo se cita como "Lac Titicaca (region peruvienne)". PARKER (1940) señala el hecho que la subespecie fue encontrada en Lagunillas, afirmación apoyada por VELLARD (1953), quien propuso que esta localidad fuera considerada *terra typica*; este criterio fue seguido por SCHMIDT (1954). En la sinonimia de *T. culeus* por SINSCH *et al.* (1995).

Citas: Como *T. escomeli*: ANGEL (1923), ESCOMEL (1929), GUIBÉ (1950 "1948"), PARKER (1940), VELLARD (1955a). Como *T. culeus escomeli*: CEI (1986), DE MACEDO (1960), DÍAZ & GÓMEZ (1965), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), SINSCH *et al.* (1995), VELLARD (1954b).

Telmatobius escomeli exsul Vellard, 1951. *Mem. Mus. Hist. Nat. J. Prado*, 1: 66.

Etimología: Lat. *exul, exsul,* desterrado.

Tipo portador de nombre: MHNJP 326, macho adulto. Renumerado como MHNSM 7678 por MORALES *et al.* (1990).

Localidad tipo: Pequeño charco cerca de las Termas de Yura (16° 23' S, 71° 48' W), Arequipa, Perú.

Comentarios: Considerado subespecie de *T. culeus* por VELLARD (1953) y en la sinonimia de esta especie por SINSCH *et al.* (1995).

Citas: Como *T. escomeli exsul*: VELLARD (1951, 1953). Como *T. culeus exsul*: CEI (1986), DE MACEDO (1960), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), MORALES *et al.* (1990), PEFAUR *et al.* (1978), SINSCH *et al.* (1995).

Telmatobius dankoi Formas, Northland, Capetillo, Nuñez, Cuevas & Brieva. 1999. *Rev. Chilena Hist. Nat.*, 72: 429.

Etimología: Lat *dankoi,* sustantivo en modo genitivo masculino de Danko (Brncic), genetista chileno.

Tipo portador de nombre: IZUA 2108, macho adulto.

Localidad tipo: Las Cascadas (22° 29' 54" S, 68° 58' 18" W). 2260 m. 3 km S de Calama, Provincia El Loa, Región de Antofagasta, Chile.

Conservación: Datos Insuficientes (DD) (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: Previamente confundido con *Telmatobius halli* (véase FORMAS *et al.* 1999, 2005).

Citas: CUEVAS & FORMAS (2002), DÍAZ-PÁEZ & ORTIZ (2003), FORMAS *et al.* (1999, 2001, 2003, 2005).

Telmatobius degener Wiens, 1993.
Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, 162: 53.

Etimología: Lat. *degener,* diferente, distinto.

Tipo portador de nombre: UF 39737, macho adulto.

Localidad tipo: 13 km ESE Yamobamba, 18 km SE Agallpampa, sobre el camino de Otuzco a Huamachuco (07° 59' S, 78° 36' W), 3280 m, Departamento La Libertad, Perú.

Conservación: Amenazado (EN), criterio A3e (IUCN *et al*., 2004).

Citas: DUELLMAN (1999), LEHR (2005), WIENS (1993).

Telmatobius edaphonastes De la Riva, 1994.
Graellsia, 50: 162

Etimología: Gr. *edaphos,* suelo, sustrato, tierra + *nastes,* que habita en.

Tipo portador de nombre: MNK-AM 1115, hembra adulta.

Localidad tipo: La Siberia (17° 50' S, 64° 45' W), 2600 m, Provincia Carrasco, Departamento Cochabamba, Bolivia.

Conservación: Amenazado (EN), criterio B1ab(iii) + 2ab(iii) (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: El epíteto específico *edaphonaster* en DE LA RIVA (1994b) es un *lapsus calami* por *edaphonastes*. Se trata de una de las formas más divergentes dentro del género.

Citas: DE LA RIVA (1994b, 2005), DE LA RIVA *et al.* (2000), DUELLMAN (1999), ERGUETA & MORALES (1996), KÖHLER (2000), REICHLE (2002, 2003b).

Telmatobius espadai De la Riva, 2005, este volumen.

Etimología: Lat. *espadai,* sustantivo en modo genitivo masculino de Espada (Marcos Jiménez de la), herpetólogo español del s. XIX.

Tipo portador de nombre: CBF 1924, macho adulto.

Localidad tipo: Choquetanga Chico (17º 48' S, 67º 21' W), Provincia Inquisivi, Departamento La Paz, Bolivia.

Conservación: No Evaluado (NE) (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: Las larvas de esta especie fueron tentativamente atribuidas a *T. bolivianus* por LAVILLA & DE LA RIVA (1993)

Citas: Como *T. espadai*: DE LA RIVA (2005). Como *T. bolivianus*: CANATELLA (1999), LAVILLA & DE LA RIVA (1993).

Telmatobius fronteriensis
Benavides, Ortiz & Formas, 2002.
Herpetologica, 58(2): 211.

Etimología: Lat. *fronter,* puesto al frente + *-ensis*, sufijo que denota lugar o localidad; los autores señalan que se trata de "un adjetivo latino referido a la localidad tipo, ubicada en el límite entre Chile y Bolivia",

Tipo portador de nombre: MZUC 25094, macho adulto.

Localidad tipo: Puquios (21° 00' 42" S, 68° 23' 256" W), 4150 m, 15 km NW Ollagüe (en el límite con Bolivia), Provincia El Loa, Región de Antofagasta, Chile.

Conservación: Datos Insuficientes (DD) (IUCN *et al*., 2004).

Citas: BENAVIDES *et al.* (2002b), DÍAZ-PÁEZ & ORTIZ (2003), FORMAS *et al.* (2003, 2005).

Telmatobius gigas Vellard, 1969 "1968".
Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., 2ème ser., 40(6): 1112.

Etimología: Gr. *gigas,* gigante.

Tipo portador de nombre: Hembra adulta no identificada en la descripción original. DE LA RIVA (2002) designó a CBF 3960 (hembra adulta) como neotipo.

Localidad tipo: 1.8 km NW de Huayllamarca (17° 50' 29" S, 67° 57' 38" W), Provincia Carangas, Departamento Oruro, Bolivia.

Conservación: En Peligro Crítico (CR), criterio B2ab(iii) (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: Este taxón fue descrito como nuevo en dos oportunidades, ambas bajo el nombre de *Telmatobius marmoratus gigas* (VELLARD, 1969 "1968", en francés y VELLARD, 1970, en castellano), DE LA RIVA (2002) lo elevó a rango específico. Véase DE LA RIVA (2005) sobre probables afinidades taxonómicas.

Citas: Como *Telmatobius gigas*: DE LA RIVA (2002, 2005). Como *Telmatobius marmoratus gigas*: CEI (1986), GORHAM (1974), VELLARD (1969 "1968", 1970).

Telmatobius halli Noble, 1938. *Amer. Mus. Nov*., 973: 1.

Etimología: Lat. *halli,* sustantivo en modo genitivo masculino de Hall (F.G.), zoólogo de la International High Altitude Expedition to Chile, colector de la serie sobre la que se basó la descripción de la especie.

Tipo portador de nombre: AMNH 44753, hembra adulta.

Localidad tipo: Arroyo caliente cerca de Ollagüe (21° 18' S, 68° 12' W), Chile.

Conservación: Datos Insuficientes (DD) (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: CAPURRO (1955) describió *Telmatobius halli edentatus*, considerada por CEI (1962) como sinónimo de *Bufo spinulosus spinulosus*. GORHAM (1966, 1974) conservó el nombre.

Citas: Como *T. halli*: ALTIG & JOHNSTON (1986), BOTTARI (1972), CAPURRO (1954, 1958), CEI (1962, 1986), CÓRDOVA *et al.* (1987), CUEVAS & FORMAS (2002), DE MACEDO (1960), DÍAZ (1981, 1989), DÍAZ & VALENCIA (1985), DÍAZ & VELOSO (1979), DÍAZ-PÁEZ & ORTIZ (2003), DONOSO BARROS (1970), DUELLMAN (1999), FORMAS (1995), FORMAS *et al.* (2003, 2005), FROST (1985), GLADE (1988), HARDING (1983), LYNCH (1978, 1986), MARX (1958), NOBLE (1938), NORTHLAND *et al.* (1990), NÚÑEZ *et al.* (1997), PENNA & VELOSO (1987), RUIZ *et al.* (1983), URETA *et al.* (1978), VELLARD (1951, 1955a), VELOSO & NAVARRO (1988), VELOSO *et al.* (1982). Como *T. halli halli*: GORHAM (1966, 1974).

Telmatobius hauthali Koslowsky, 1895. *Rev. Mus. La Plata*, 6: 359.

Etimología: Lat *hauthali*, sustantivo en modo genitivo masculino de Hauthal (Rodolfo), geólogo alemán coleccionista del material en el que se basó la descripción.

Tipo portador de nombre: No definido en la descripción original. LAURENT & LAVILLA (1986) designaron a FML 3264/9 (hembra adulta) como neotipo.

Localidad tipo: Arroyo Aguas Calientes (27° 14' S, 68° 16' W), cerca de Cazadero Grande, Tinogasta, Catamarca, Argentina.

Conservación: Vulnerable (VU), criterio D2 (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: Considerado como sinónimo de *T. aemaricus* por FERNÁNDEZ (1926).

Citas: Como *T. hauthali*: ALTIG & JOHNSTON (1986), BARBOUR & NOBLE (1920), BERG (1896/97), BERTONATTI (1994), CEI (1980, 1986, 1987), CHEBEZ (1994), DUELLMAN (1999), FERNÁNDEZ (1926), FREIBERG (1942), FROST (1985), GALLARDO (1970, 1987a, b), GALLARDO & VARELA DE OLMEDO (1992), GORHAM (1974), KOSLOWSKY (1895), LAURENT & LAVILLA (1986), LAVILLA (1984a, 1994a "1992", 2001), LAVILLA & BARRIONUEVO (2005), LAVILLA & CEI (2001), LAVILLA *et al.*

(2000a), LYNCH (1978, 1986), NIEDEN (1923), VELLARD (1946). Como *T. hauthali hauthali*: CEI (1953, 1956), DE MACEDO (1960), GALLARDO (1962), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), VELLARD (1951, 1955a).

Telmatobius hintoni Parker, 1940.
Trans. Linn. Soc. London, 3(1): 209.

Etimología: Lat. *hintoni,* sustantivo en modo genitivo masculino de Hinton (H.E.), colector del material sobre el que se basó la descripción.

Tipo portador de nombre: BMNH 1929.11.12.1., macho adulto (BM 1947.2. 1492, *fide* DE LA RIVA, 2005),

Localidad tipo: Tolota (17° 31' S, 65° 58' W), Cochabamba, Bolivia.

Conservación: No Evaluado (NE) (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: Descrito originalmente como *T. hintoni*, y considerado como subespecie de *T. marmoratus* por VELLARD (1951). VELLARD (1951) también consideró que aquellos ejemplares de La Paz descritos por Parker (BMNH 1940.4.3.90-94) como *T. m. hintoni* deben ser considerados como *T. m. marmoratus*; posteriormente (VELLARD, 1953) señaló que los ejemplares de Cochabamba deben ser atribuidos a *T. m. rugosus*. DE LA RIVA (2005) restituye el rango específico a *T. hintoni*.

Citas: Como *T. hintoni*: DE LA RIVA (2005), PARKER (1940). Como *T. marmoratus hintoni*: CEI (1986), DE MACEDO (1960), GORHAM (1966, 1974), VELLARD (1951, 1954b, 1969 "1968", 1970).

Telmatobius hockingi Salas & Sinsch, 1996.
Alytes, 14(1): 7.

Etimología: Lat. *hockingi,* sustantivo en modo genitivo masculino de Hocking (Pedro), biólogo peruano.

Tipo portador de nombre: URP 116, macho adulto.

Localidad tipo: Río Sihuas (08° 30' 00" S, 77° 38' 14" W), 2700 m, 5 km de Sihuas, Provincia Sihuas, Departamento Ancash. Perú.

Conservación: Vulnerable (VU), criterio A3e (IUCN *et al*., 2004).

Citas: DUELLMAN (1999), HERRMANN (1999), LEHR (2005), SALAS & SINSCH (1996), SINSCH *et al.* (2005).

Telmatobius huayra Lavilla & Ergueta,
1995. *Ecología en Bolivia*, 24: 91.

Etimología: Quechua y Aymara *huayra,* viento.

Tipo portador de nombre: CBF 01223, macho adulto.

Localidad tipo: Campamento Khastor (22° 02' S, 66° 08' W), 4600 m, Provincia Sud Lípez, Departamento Potosí, Bolivia.

Conservación: Vulnerable (VU), criterio B1ab(ii,iv) (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: Aunque aún es un endemismo boliviano, DE LA RIVA (2005) sugiere que su distribución podría extenderse a Chile y Argentina.

Citas: DE LA RIVA (2005), DE LA RIVA *et al.* (2000), ERGUETA & MORALES (1996), LAVILLA & ERGUETA SANDOVAL (1995b), REICHLE (2003b).

Telmatobius hypselocephalus
Lavilla & Laurent, 1988. *Alytes*, 7(3): 83.

Etimología: Gr. *hypselos*, alto + *kephale,* cabeza.

Tipo portador de nombre: FML 03768.

Localidad tipo: El Angosto, 6 km S de El Moreno (23° 52' S, 65° 48' W), 3600 m, Jujuy, Argentina.

Conservación: Amenazado (EN), criterio B1ab(iii) + 2ab(iii) (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: En ciertos puntos de su distribución vive en simpatría con *T. platycephalus.*

Citas: BERTONATTI (1994), DUELLMAN

(1999), GALLARDO & VARELA DE OLMEDO (1992), LAVILLA (1994a "1992", 2001), LAVILLA & BARRIONUEVO (2005), LAVILLA & CEI (2001), LAVILLA & LAURENT (1988a), LAVILLA *et al.* (2000a, 2002).

Telmatobius ignavus Barbour & Noble, 1920. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 63: 414.

Etimología: Lat. *ignavus,* perezoso, inactivo.

Tipo portador de nombre: MCZ 4093, no sexados.

Localidad tipo: Huancabamba (05° 14' S, 79° 28' W), Piura, Perú.

Conservación: Amenazado (EN), criterio A3e; B1ab(iii) (IUCN *et al.*, 2004).

Citas: BARBOUR & NOBLE (1920), CEI (1986), DE MACEDO (1960), DUELLMAN (1999), DUELLMAN & WILD (1993), FROST (1985), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), LEHR (2005), LYNCH (1978), MORALES (1995), RODRÍGUEZ *et al.* (1993), VELLARD (1951, 1955a), WIENS (1993).

Telmatobius intermedius Vellard, 1951. *Mem. Mus. Hist. Nat. J. Prado*, 1: 29.

Etimología: Lat. *inter-,* entre + *medius*, medio, mitad.

Tipo portador de nombre: MHNJP 238/1, macho adulto. Renumerado como MHNJP 3752 por MORALES *et al.* (1990).

Localidad tipo: Allipaca, cerca de Puquio, en la vertiente pacífica de los Andes, 14° 40' S, Perú.

Conservación: Datos Insuficientes (DD) (IUCN *et al.*, 2004).

Comentarios: Según VELLARD (1951), Allipaca se ubica a aproximadamente 10 km de Puquio (14° 42' S, 74° 08' W). MORALES *et al.* (1990) la precisan más, ubicándola en la Provincia de Lucanas, Ayacucho, Perú.

Citas: CEI (1986), DUELLMAN (1999), FROST (1985), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), LEHR (2005), LYNCH (1978, 1986), MORALES (1995), MORALES *et al.* (1990), RODRÍGUEZ *et al.* (1993), VELLARD (1951).

Telmatobius jelskii (Peters, 1873). *Monatsber. Preuss. Akad. Wiss. Berlin*, 1873: 415.

Etimología: Lat. *jelskii,* sustantivo en modo genitivo masculino de Hrn. Jelski, de Acancocha, Perú, colector del material sobre el que se basó la descripción.

Tipo portador de nombre: No definido en la descripción original. BAUER *et al.* (1995) señalan la existencia de dos sintipos en la colección Jelski, que no fueron localizados.

Localidad tipo: Acancocha (= Acaricocha) (11° 09' S, 75° 46' W), Junín, Perú.

Conservación: Casi Amenazado (NT) (IUCN *et al.*, 2004).

Comentarios: Descrito originalmente como *Pseudobatrachus Jelskii* [*sic*], y transferido a *Telmatobius* por BOULENGER (1882). VELLARD (1955b) describió tres subespecies además de la nominal, que fueron sinonimizadas con aquella por SINSCH *et al.* (1995).

Citas: Como *Pseudobatrachus jelskii*: PETERS (1873). Como *T. jelski*: AGUILAR & PACHECO (2005), BARBOUR & NOBLE (1920), BLANCAS SÁNCHEZ (1959), BOULENGER (1882), CADLE & PATTON (1988), CANATELLA (1999), CÓRDOVA & DESCAILLEAUX (2005), DUELLMAN (1999), ESCOMEL (1929), FROST (1985), GALLARDO (1970), HERRMANN (1999), HOLMGREN (1933), IANNACONE (2003a), LAURENT & LAVILLA (1991 "1990"), LEHR (2005), LYNCH (1978, 1986), MIRANDA-RIBEIRO (1926), MORALES (1995), NIEDEN (1923), NOBLE (1931), RODRÍGUEZ *et al.* (1993), SHREVE (1941), SINSCH (1985, 1986, 1990), SINSCH & JURASKE (1995), SINSCH *et al.* (1995,), VELLARD (1951, 1955a), WASSERSUG & HEYER (1988). Como *T. jelskii*

jelskii: CEI (1986), DE MACEDO (1960), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), VELLARD (1955b)

Sinónimos:

Telmatobius jelskii bufo Vellard, 1955.
Mem. Mus. Hist. Nat. J. Prado, 4: 16.

Etimología: Lat. *bufo,* sapo.

Tipo portador de nombre: Descripción original basada en MHNJP 292, 320 y 335, sin determinación del número de ejemplares. LAVILLA (1988c) designó lectotipo a MNHNP 1957/858 (previamente MHNJP 335), macho adulto. Posteriormente MORALES *et al.* (1990) designaron lectotipo a un ejemplar N°335 de 56.8 mm de longitud total, bajo el número MHNJP 7646, en una acción nomenclatorial sobre la que de LAVILLA (1988c) tiene precedencia (ICZN 74.1.3).

Localidad tipo: Tambo (12° 56' S, 74° 01' W), Capitanía La Mar, Ayacucho, Perú.

Comentarios: En la sinonimia de *T. jelskii* por SINSCH *et al.* (1995).

Citas: CEI (1986), DE MACEDO (1960), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), LAVILLA (1988c, 1997), MORALES *et al.* (1990), SINSCH *et al.* (1995), VELLARD (1955b).

Telmatobius jelskii longitarsis Vellard, 1955.
Mem. Mus. Hist. Nat. J. Prado, 4: 15.

Etimología: Lat. *longus,* largo + Gr. *tarsos,* región del pie entre los dedos y el talón.

Tipo portador de nombre: MHNJP 336, 339, 601, sin indicación formal sobre el número de ejemplares en la descripción original. MORALES *et al.* (1990) consideraron al sintipo MHNJP 601, macho de 48.6 mm de longitud total como lectotipo, con el número MHNSM 7639.

Localidad tipo: Huancavélica (12° 42' S, 75° 02' W), Puquio (13° 34' S, 72° 50' W) y Tansiri (?), entre Conaica (12° 31' S, 75° 03' W) y Manta, Huancavélica (12° 38' S, 75° 14' W), Perú. Restringida a Cordillera del Litoral, Tansiri, entre Conaica y Manta, Provincia de Huancavélica, 4400 m, Perú.

Comentarios: Como *Telmatobius jelski longitarsis*, *lapsus calami* por *T. jelskii longitarsis* en la descripción original. En la sinonimia de *T. jelskii* por SINSCH *et al.* (1995).

Citas: CEI (1986), DE MACEDO (1960), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), MORALES *et al.* (1990), SINSCH *et al.* (1995), VELLARD (1955b).

Telmatobius walkeri Shreve, 1941.
Proc. New England Zool. Club, 18: 79.

Etimología: Lat. *walkeri,* sustantivo en modo genitivo masculino de Walker (Warren F.), colector del material sobre el que se basó la descripción.

Tipo portador de nombre: MCZ 24370, macho adulto.

Localidad tipo: Rapi (13° 13' S, 73° 45' W), 108 km E de Ayacucho, Perú.

Comentarios: Considerado como subespecie de *T. jelskii* por VELLARD (1955b). En la sinonimia de *T. jelskii* por SINSCH *et al.* (1995).

Citas: Como *T. walkeri*: KLUGE (1983), SHREVE (1941), VELLARD (1955a). Como *T. jelskii walkeri*: CEI (1986), DE MACEDO (1960), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), SINSCH *et al.* (1995), VELLARD (1955b).

Telmatobius laticeps Laurent, 1977.
Acta Zool. Lilloana, 32(10): 191.

Etimología: Lat. *latus,* ancho, amplio + *-ceps*, derivado de *caput,* cabeza.

Tipo portador de nombre: FML 02255, hembra adulta.

Localidad tipo: km 78, del camino a Tafí del Valle (coordenadas de Tafí del Valle: 26° 52' S, 65° 41' W), Tucumán, Argentina.

Conservación: Amenazado (EN), criterio B1ab(ii,iii,iv,v) + 2ab(ii,iii,iv,v) (IUCN *et al.*, 2004).

Comentarios: Descrito originalmente como subespecie de *T. hauthali* y elevado a estatus específico por LAURENT & TERÁN (1981). Ha sido citado bajo diversos nombres (véase citas).

Citas: Como *T. laticeps*: CANATELLA (1999), CEI (1980, 1986, 1987), CHEBEZ (1994), DE OLIVEIRA *et al.* (2002), DUELLMAN (1999), FROST (1985), GALLARDO & VARELA DE OLMEDO (1992), HAAS (1995), KWON & LEE (1995), LAURENT (1970b, 1977),

LAURENT & TERÁN (1981), LAVILLA (1994a "1992", 2001), LAVILLA & BARRIONUEVO (2005), LAVILLA & CEI (2001), LAVILLA & FABREZI (1993), LAVILLA *et al.* (1993, 2000a, b), MANZUR (1978), MONTERO & PISANÓ (1990, 1992 "1991"), RENGEL *et al.* (1988a, b). Como *T. hauthali*: BOTTARI (1972), GALIS *et al.* (2001), HERRMANN (1999), LYNCH (1971), RENGEL & PISANÓ (1977). Como *T. hauthali laticeps*: HARDING (1983), LAURENT (1977). Como *T. hauthali schreiteri*: CEI (1970), PISANÓ (1958), PISANÓ & ADLER (1968), PISANÓ & LEGNAME (1957/58), PISANÓ & RENGEL (1954, 1970), RENGEL (1962). Como *T. schreiteri*: BARBIERI (1954a, b), CEI (1949, 1965), FABREZI (2001), MORESCALCHI (1973), PISANÓ (1954/57, 1955, 1957), RENGEL (1949).

Telmatobius latirostris Vellard, 1951.
Mem. Mus. Hist. Nat. J. Prado, 1: 68.

Etimología: Lat. *latus,* ancho, amplio + *rostrum,* hocico.

Tipo portador de nombre: MHNJP 325/1, macho adulto.

Localidad tipo: Quebrada en Cutervo (06° 22' S, 78° 51' W), Perú.

Conservación: Amenazado (EN), criterio A3ce; B1ab(iii) (IUCN *et al.*, 2004).

Comentarios: MORALES *et al.* (1990) no brindan información sobre el holotipo (¿perdido?), pero señalan que existen 10 paratipos, MHNJP 3729-3738, números de reemplazo para MHNJP 325. WIENS (1993) erróneamente designó lectotipo a MHNSM 3733 (véase LAVILLA, 1997).

Citas: CEI (1986), DE MACEDO (1960), DUELLMAN (1999), FROST (1985), GORHAM (1966, 1974), LAVILLA (1997), LEHR (2005), MORALES (1995), RODRÍGUEZ *et al.* (1993), VELLARD (1951, 1955a), WIENS (1993).

Telmatobius marmoratus marmoratus
(Duméril & Bibron, 1841).
Erpet. Gen., 8: 455.

Etimología: Lat. *marmor,* mármol + -*atus*, que posee naturaleza de.

Tipo portador de nombre: No definido en la descripción original. MNHNP 4534 y 4536, adultos, no sexados; 4535, larva, según GUIBÉ (1950 "1948"). Los sintipos del Museo de Paris también llevan los números 759 (adulto), 759-1 (larva) y 759-2 (adulto).

Localidad tipo: Guasacona, Chile, en la descripción original. Guasacona (14° 55' S, 70° 07' W), cerca de Azángaro, al norte de Puno, Perú, *fide* VELLARD (1951).

Conservación: Vulnerable (VU), criterio A3cde (como *T. marmoratus*) (IUCN *et al.*, 2004).

Comentarios: PHILIPPI (1902) fue el primero en reconocer el error de ubicación de la localidad tipo, cuando señaló que el colector de la muestra original, "... Pentland no estuvo, en cuanto sé, nunca en Chile, i en esta República no existe ningún lugar de nombre Guasacona..." [*sic*]. Numerosas subespecies descritas.

Citas: Como *Cycloramphus marmoratus*: DUMÉRIL & BIBRON (1841), GUIBÉ (1950 "1948"). Como *T. marmoratus*: AGUILAR & PACHECO (2005), ALTIG & JOHNSTON (1986), APARICIO (1993, 1996, 1999), AUTORIDAD NACIONAL DEL LAGO TITICACA & PNUD (2001), BARBOUR & NOBLE (1920), BOTTARI (1972), BOULENGER (1882), BURTON (1998), CADLE & PATTON (1988), CANATELLA (1999), CAPURRO (1953, 1958), CEI (1962, 1980, 1987), CHEBEZ (1994), CÓRDOVA & DESCAILLEAUX (2005), CÓRDOVA *et al.* (1987), CUEVAS & FORMAS (2002), DE LA RIVA (1990, 2005), DE LA RIVA *et al.* (2000), DÍAZ (1981, 1982, 1989), DÍAZ & VALENCIA (1985), DÍAZ & VELOSO (1979), DÍAZ-PÁEZ & ORTIZ (2003), DUELLMAN (1999), FORMAS

(1995), FORMAS *et al.* (2003, 2005), FROST (1985), GALLARDO (1962, 1987a, b), GALLARDO & VARELA DE OLMEDO (1992), GARMAN (1875), HARDING (1983), IBISCH & BÖHME (1993), LAVILLA (1994a "1992", 2001), LAVILLA & BARRIONUEVO (2005), LAVILLA & CEI (2001), LAVILLA *et al.* (2000a, 2002), LEHR (2005), LYNCH (1971, 1978, 1986), MORALES (1995), MÜLLER (1923), NIEDEN (1923), NORTHLAND *et al.* (1990), NÚÑEZ *et al.* (1997), PARKER (1882 "1881"), PENNA & VELOSO (1987), PHILIPPI (1902), REICHLE (2003b), RIDEWOOD (1898), RODRÍGUEZ *et al.* (1993), RUIZ *et al.* (1983), SEIMON *et al.* (2005), TSCHUDI (1846), VALENCIA *et al.* (1982), VELLARD (1951, 1955a, 1969 "1968", 1970), VELOSO & NAVARRO (1988), VELOSO *et al.* (1982), WASSERSUG & HEYER (1988), WERNER (1896, 1897). Como *T. marmoratus marmoratus*: CEI (1986), DE MACEDO (1960), ERGUETA (1991), GORHAM (1966, 1974), PARKER (1940), VELLARD (1953, 1954b, 1969 "1968", 1970). Citas atribuidas a *Telmatobius marmoratus*: BRUM-ZORRILLA & SÁEZ (1968), CEI (1959), FABREZI & BARG (2001), LAURENT (1970b).

Sinónimos:

Cycloramphus aemaricus Cope, 1874.
Proc. Acad. Nat. Sci. Philad., 26: 125.

Etimología: Gr. *aema*, viento + *ikos*, perteneciente a.

Tipo portador de nombre: 2 individuos, sin identificación. Probablemente ANSP 11400, *fide* BARBOUR & NOBLE (1920).

Localidad tipo: Lago Titicaca.

Comentarios: Descrito originalmente como *Cyclorhamphus aemaricus* (enmienda injustificada para *Cycloramphus*), transferido a *Telmatobius* por BOULENGER (1882), y considerado como sinónimo de *T. marmoratus sensu lato* por PARKER (1940). FERNÁNDEZ (1926) consideró a *Telmatobius hauthali* en la sinonimia de este taxón, hecho demostrado incorrecto.

Citas: ANDERSSON (1939), BARBOUR & NOBLE (1920), BOULENGER (1882), COPE (1874,1877), FERNÁNDEZ (1926), NIEDEN (1923), PARKER (1940), WERNER (1897).

Batrachophrynus brevipalmatus Müller, 1923.
Mitt. Zool. Mus. Berlin, 11(1): 78

Etimología: Lat. *brevis,* corto + *palmatus,* similar a una palma (se refiere a la membrana interdigital).

Tipo portador de nombre: ZMB 27040, juvenil.

Localidad tipo: Comanchi, 4200 m. Establecida como Comanche (17º 57' S, 68º 25' W), localidad del departamento La Paz , 4014 m, por DE LA RIVA (2005).

Comentarios: En la sinonimia de *Telmatobius marmoratus* por DE LA RIVA (2005).

Citas: DE MACEDO (1960), FROST (1985), GORHAM (1966, 1974), VELLARD (1951).

Telmatobius marmoratus angustipes
(Cope, 1877). *Proc. Amer. Philos. Soc. Philad.*, 17: 38.

Etimología: Lat. *angustus,* estrecho + *pes*, pata.

Tipo portador de nombre: Number 136, sin indicación sobre la colección de depósito. Hoy ANSP 11389, *fide* FROST (2004).

Localidad tipo: Juliaca (15° 30' S, 70° 08' W), Puno, Perú.

Conservación: Vulnerable (VU), criterio A3cde (como *T. marmoratus*) (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: Descrito originalmente como *Cyclorhamphus angustipes* (enmienda injustificada de *Cycloramphus*); transferido a *Telmatobius* por BOULENGER (1882), considerado como sinónimo de *T. marmoratus* por PARKER (1940) y como subespecie de este taxón por VELLARD (1953), bajo el nombre de [*T.*] *marmoratus angusiipes* (*lapsus calami* por *angustipes*).

Citas: Como *Cycloramphus angustipes*: COPE (1877). Como *T. angustipes*: BARBOUR & NOBLE (1920), BOULENGER (1882), NIEDEN (1923). Como *T. marmoratus angustipes*: CEI (1986), DE MACEDO (1960), GORHAM (1966,

1974), VELLARD (1953, 1954b, 1969 “1968”, 1970).

Telmatobius marmoratus microcephalus
Vellard, 1953.
Mem. Mus. J. Prado, 2: 49.

Etimología: Gr. *mikros,* diminuto + *kephale,* cabeza.

Tipo portador de nombre: 7 machos, 8 hembras y 5 juveniles, sin identificación o indicación sobre la colección de depósito.

Localidad tipo: Lago de Chincheros (13° 27’ S, 73° 44’ W), Cuzco, Perú.

Conservación: Vulnerable (VU), criterio A3cde (como *T. marmoratus*) (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: Descrito originalmente como subespecie de *T. crawfordi*, y transferido a *T. marmoratus* por VELLARD (1960).

Citas: Como *T. marmoratus microcephalus*: CEI (1986), GORHAM (1966, 1974). Como *T. crawfordi microcephalus*: DE MACEDO (1960), MORALES *et al*. (1990), VELLARD (1953, 1960).

Telmatobius marmoratus pseudojelskii
Vellard, 1960. *Mem. Mus. Hist. Nat. J. Prado*, 10: 8.

Etimología: Gr. *pseudes,* falso + *jelskii,* en alusión a similitud con *T. jelskii.*

Tipo portador de nombre: MHNJP (?) 363, 657, 368 y 344, sin indicación sobre el número de ejemplares en la descripción original. MORALES *et al.* (1990) consideraron al sintipo MHNJP 657, macho de 52.76 mm de longitud total como lectotipo, con el número MHNSM 7687.

Localidad tipo: “Región del Cuzco y valles medianos de los Ríos Urubamba y Vilcanota”, Perú.

Conservación: Vulnerable (VU), criterio A3cde (como *T. marmoratus*) (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: Descrito como *T. marmoratus pseudo-jelskii*.

Citas: CEI (1986), GORHAM (1966, 1974), MORALES *et al.* (1990), RECHARTE (1995), VELLARD (1960, 1969 “1968”, 1970).

Telmatobius marmoratus pustulosus
(Cope, 1877). *Proc. Amer. Philos. Soc. Philad*., 17: 39.

Etimología: Lat. *pustula,* verruga, ampolla, pústula + *-osus,* sufijo que denota calidad de.

Tipo portador de nombre: Número 111, sin indicación sobre la colección de depósito, aunque probablemente en MHNSM.

Localidad tipo: Tinta (14° 09’ S, 71° 25’ W), Perú.

Conservación: Vulnerable (VU), criterio A3cde (como *T. marmoratus*) (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: Descrito originalmente como *Cyclorhamphus pustulosus* (enmienda injustificada de *Cycloramphus*); transferido a *Telmatobius* por BOULENGER (1882), y considerado como subespecie de *T. marmoratus* por PARKER (1940).

Citas: CAPURRO (1954), GORHAM (1966, 1974), DE MACEDO (1960), PARKER (1940), VELLARD (1951, 1953, 1954b, 1960, 1969 “1968”, 1970). Como *T. pustulosus*: BARBOUR & NOBLE (1920), BOULENGER (1882), COPE (1877), NIEDEN (1923).

Telmatobius marmoratus riparius
Vellard, 1953. *Mem. Mus. Hist. Nat. J. Prado*, 2: 25.

Etimología: Lat. *riparius,* de la playa de los ríos.

Tipo portador de nombre: LAVILLA (1988c) designó lectotipo MNHNP 1957/848 (previamente MHNJP 549), hembra adulta. Posteriormente MORALES *et al.* (1990) designaron lectotipo a un ejemplar N° 549 de 41.2 mm de longitud total, bajo el número

MHNJP 7760, en una acción en una acción nomenclatorial sobre la que LAVILLA (1988c) tiene precedencia (ICZN 74.1.3).

Localidad tipo: En la descripción original, Bahía de Juli y Bahía de Pomata. Restringido a Bahía de Juli (16° 13' S, 69° 27' W), Puno, Perú (ICZN 76.2).

Conservación: Vulnerable (VU), criterio A3cde (como *T. marmoratus*) (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: Descripción original basada en 4 machos, 8 hembras y 25 juveniles, sin identificación.

Citas: CEI (1986), DE MACEDO (1960), GORHAM (1966, 1974), LAVILLA (1988c, 1997), MORALES *et al.* (1990), VELLARD (1953, 1954b, 1969 "1968", 1970).

Telmatobius marmoratus rugosus
Vellard, 1953. *Mem. Mus. Hist. Nat. J. Prado*, 2: 17.

Etimología: Lat. *ruga,* arruga, pliegue + -*osus,* sufijo que denota calidad de.

Tipo portador de nombre: LAVILLA (1988c) designó lectotipo MNHNP 1957/847 (previamente MHNJP 327), hembra adulta. Posteriormente MORALES *et al.* (1990) designaron lectotipo a un ejemplar N° MHNJP 327 de 50.3 mm de longitud total, bajo el número MHNJP 3925, en una acción nomenclatorial sobre la que LAVILLA (1988c) tiene precedencia (ICZN 74.1.3).

Localidad tipo: En la descripción original, Calacoto, Puerto Acosta, Moho, Capachica y Vilquechico. Restringido a Moho (15° 21' S, 69° 30' W), Perú (ICZN 76.2).

Conservación: Vulnerable (VU), criterio A3cde (como *T. marmoratus*) (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: VELLARD (1953) consideró que esta subespecie corresponde en parte a *T. hintoni* (como *T. marmoratus hintoni*) y en 1960 (p. 11), incluyó a *Telmatobius sanborni* en su sinonimia.

Citas: CEI (1986), DE MACEDO (1960), ERGUETA (1991), GORHAM (1966, 1974), LAVILLA (1988c, 1997), MORALES *et al.* (1990), VELLARD (1953, 1954b, 1955a, 1960, 1969 "1968", 1970).

Telmatobius mayoloi Salas & Sinsch, 1996.
Alytes, 14(1): 9.

Etimología: Lat. *mayoli,* sustantivo en modo genitivo masculino de Mayolo (Antuñez de), ingeniero peruano.

Tipo portador de nombre: URP 106, macho adulto.

Localidad tipo: Boca del río Santa (10° 06' 25" S, 77° 17' 50" W), 4050 m, a 500 m del lago Conococha, Provincia Recuay, Dep. Ancash, Perú.

Conservación: Amenazado (EN), criterio A3e; B1ab(iii,v) (IUCN *et al*., 2004).

Citas: DUELLMAN (1999), HERRMANN (1999), LEHR *et al*. (2002a, b, 2005), SALAS & SINSCH (1996), SINSCH *et al.* (2005).

Telmatobius necopinus Wiens, 1993.
Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, 162: 60.

Etimología: Lat. *necopinus,* inesperado.

Tipo portador de nombre: KU 212482, macho adulto.

Localidad tipo: Ladera este del Abra Prado de Miguel, 39 km ENE Pomacochas (= Florida) en el camino a Moyabamba (05° 46' S, 77° 42' W), 2050 m, Departamento Amazonas, Perú.

Conservación: Amenazado (EN), criterio A3e (IUCN *et al*., 2004).

Citas: DUELLMAN (1999), LEHR (2005), WIENS (1993).

Telmatobius niger Barbour & Noble, 1920.
Bull. Mus. Comp. Zool., 63(8): 413.

Etimología: Lat. *niger,* negro.

Tipo portador de nombre: MCZ 3037, sin indicación sobre el número de ejemplares.

Localidad tipo: Desierto de Palmira (02° 05' S, 78° 43' W), Ecuador.

Conservación: En Peligro Crítico (CR), criterio A2ace (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: La especie no ha sido registrada desde 1994 en ninguno de los puntos conocidos de su distribución, a pesar de los esfuerzos de búsqueda realizados (véase MERINO-VITERI *et al*., 2005).

Citas: BARBOUR & NOBLE (1920), BERGER *et al.* (1999), CEI (1986), COLOMA (1991), DASZAK *et al.* (1999), DE MACEDO (1960), DUELLMAN (1999), FROST (1985), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), LYNCH (1978), MARX (1958), MERINO-VITERI *et al.* (2005), PARKER (1934), PETERS (1954/55), RON & MERINO (2000), RON *et al.* (2003), SEIMON *et al.* (2005), TRUEB (1979), VELLARD (1951, 1955a).

Sinónimos:

Telmatobius cinereus Noble, 1921.
Amer. Mus. Novit., 29: 6.

Etimología: Lat. *cinereus,* de color ceniza, gris.

Tipo portador de nombre: AMNH 13968, sin indicaciones sobre el número de ejemplares.

Localidad tipo: Bestión (03° 25' S, 79° 01' W), Azuay, Ecuador.

Comentarios: En la sinonimia de *Telmatobius niger* por TRUEB (1979).

Citas: DE MACEDO (1960), GORHAM (1966, 1974), LYNCH (1978), NOBLE (1921), PETERS (1954/55), TRUEB (1979), VELLARD (1951).

Telmatobius oxycephalus Vellard, 1946.
Acta Zool. Lilloana, 3: 320.

Etimología: Gr. *oxys,* agudo + *kephale,* cabeza.

Tipo portador de nombre: FML 00225, macho adulto.

Localidad tipo: Cerro La Escalera, Provincia de Salta, Argentina.

Conservación: Vulnerable (VU), criterio D2 (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: "Cerro La Escalera" es un topónimo de uso restringido y no ha sido posible aún identificar esta localidad. LAURENT (1977) consideró a *T. barrioi* como sinónimo de *T. oxycephalus*.

Citas: ALTIG & JOHNSTON (1986), BERTONATTI (1994), CEI (1953, 1956, 1980, 1986, 1987), COMBES & LAURENT (1978, 1979), CHEBEZ (1994), DE MACEDO (1960), DUELLMAN (1999), FROST (1985), GALLARDO (1962, 1987a, b), GALLARDO & VARELA DE OLMEDO (1992), GORHAM (1966, 1974), LAURENT (1977), LAVILLA (1994a "1992", 2001), LAVILLA & BARRIONUEVO (2005), LAVILLA & CEI (2001), LAVILLA & MANZANO (1995), LAVILLA *et al.* (2000a, b), LYNCH (1978, 1986), MAXSON & HEYER (1982), OLROG (1973), VELLARD (1946, 1951, 1955a). Como *T. oxycephalus oxycephalus*: HARDING (1983).

Sinónimos:

Telmatobius barrioi Laurent, 1970.
Acta Zool. Lilloana, 25(19): 210.

Etimología: Lat. *barrioi,* sustantivo en modo genitivo de Barrio (Avelino), herpetólogo argentino.

Tipo portador de nombre: FML 01369, macho adulto.

Localidad tipo: Sierra de Calilegua (23° 25' S, 64° 54' W), "cerca del monumento de la Ruta de Calilegua a Valle Grande", Jujuy, Argentina.

Comentarios: GALLARDO (1987a, b y GALLARDO & VARELA DE OLMEDO, 1992) consideran a *T. barrioi* como especie válida, sin refutar los argumentos que llevaron a LAURENT (1977) a establecer la sinonimia. Sólo la precisa ubicación de la localidad tipo y el estudio de topotipos podrá resolver la cuestión.

Citas: CEI (1980, 1986), CEKALOVIC & ARTIGAS (1981), GALLARDO (1987a, b), GALLARDO & VARELA DE OLMEDO (1992), LAURENT (1970a, b, 1977), LAVILLA & BARRIONUEVO (2005), LAVILLA & KRETSZCHMAR (1998), LYNCH (1978), MORESCALCHI (1973). Como *T. oxycephalus barrioi*: HARDING (1983).

Telmatobius pefauri Veloso & Trueb, 1976. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, 62: 2.

Etimología: Lat. *pefauri,* sustantivo en modo genitivo masculino de Péfaur (Jaime), herpetólogo chileno.

Tipo portador de nombre: KU 159836, hembra adulta.

Localidad tipo: Murmuntani (18° 21' S, 69° 27' W), 3200 m, Provincia de Tarapacá, Chile.

Conservación: En Peligro Crítico (CR), criterio B1ab(v) + 2ab(v) (IUCN *et al*., 2004).

Citas: ALTIG & JOHNSTON (1986), CEI (1986), CUEVAS & FORMAS (2002), DÍAZ (1981), DÍAZ & VALENCIA (1985), DÍAZ & VELOSO (1979), DÍAZ-PÁEZ & ORTIZ (2003), DUELLMAN (1999), FORMAS (1995), FORMAS *et al.* (2003, 2005), FROST (1985), GLADE (1988), HARDING (1983), LYNCH (1986), NORTHLAND *et al.* (1990), NÚÑEZ *et al.* (1997), PENNA & VELOSO (1987), RUIZ *et al.* (1983), VELOSO & NAVARRO (1988), VELOSO & TRUEB (1976), VELOSO *et al.* (1982).

Telmatobis peruvianus Wiegmann, 1834, *in* Meyen (ed.), *Reise um die Erde…* : 512.

Etimología: Perú + Lat. *-anus,* perteneciente a.

Tipo portador de nombre: No definido en la descripción original, aunque probablemente en ZMB *fide* FROST (2004).

Localidad tipo: "Peru".

Conservación: Vulnerable (VU), criterio B1ab(iii,v) (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: El taxón (y el género) fueron publicados dos veces. Una en MEYEN (1834) y otra por WIEGMANN (1835a), lo que llevó a mucha confusión con respecto a la fecha de publicación (véase LAVILLA, 1997; BAUER & ADLER, 2001). La localidad tipo fue restringida a Cordillera de Guatilla, cerca de Palca (19° 07' S, 69° 09' W), dos días de viaje al E de Tacna, por BARBOUR & NOBLE (1920), basados en la narración de Meyen.

Citas: ALTIG & JOHNSTON (1986), BARBOUR & NOBLE (1920), BOULENGER (1882), BURTON (1998), CAPURRO (1950, 1954, 1958), CÓRDOVA *et al.* (1987), CUEVAS & FORMAS (2002), DE MACEDO (1960), DÍAZ (1981, 1989), DÍAZ & VALENCIA (1985), DÍAZ & VELOSO (1979), DÍAZ-PÁEZ & ORTIZ (2003), DONOSO BARROS (1970), DUELLMAN (1999), FORMAS (1995), FORMAS *et al.* (2003, 2005), FROST (1985), GLADE (1988), GORHAM (1966, 1974), GUNTHER (1858), HARDING (1983), IBÁÑEZ & CÓRDOVA (1976), LEHR (2005), LYNCH (1978, 1986), MORALES (1995), NIEDEN (1923), NORTHLAND *et al.* (1990), NÚÑEZ *et al.* (1997), PEARSON & BRADFORD (1976), PEFAUR *et al.* (1978), PENNA & VELOSO (1987), RODRÍGUEZ *et al.* (1993), RUIZ *et al.* (1983), SCHMIDT (1928), TSCHUDI (1838, 1846), URETA *et al.* (1978), VALENCIA *et al.* (1982), VELLARD (1951, 1955a), VELOSO & NAVARRO (1988), VELOSO *et al.* (1982), WEBER *et al.* (2002), WIEGMANN (1834, 1835a).

Telmatobis philippii Cuevas & Formas, 2002. *Rev. Chil. Hist. Nat*., 75(1): 246.

Etimología: Lat. *philippii,* sustantivo en modo genitivo masculino de Philippi (Rodulfo Amando), naturalista autor del "Suplemento a los Batraquios Chilenos, descritos en la Historia Física i Política de don Claudio Gay".

Tipo portador de nombre: IZUA 3093, macho adulto.

Localidad tipo: Quebrada de Amincha (35º 28' S, 71º 11' W), 7 km NW de Ollagüe, Provincia El Loa, 3800 m, Chile.

Conservación: Datos Insuficientes (DD) (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: *Telmatobius philippi,* tal como fuera usado consistentemente en DÍAZ-PÁEZ & ORTIZ (2003) constituye

una enmienda injustificada del nombre *Telmatobius philippi* (ICZN 33.4).

Citas: CUEVAS & FORMAS (2002), DÍAZ-PÁEZ & ORTIZ (2003), FORMAS *et al.* (2003, 2005).

Telmatobius pinguiculus

Lavilla & Laurent, 1988. *Alytes*, 7(3): 90.

Etimología: Lat. *pinguis,* gordo + *-culum,* sufijo diminutivo.

Tipo portador de nombre: FML 03910.

Localidad tipo: La Ciénaga (aproximadamente 27° 30' S, 67° 00' W), cerca de Medanitos (27° 32' S, 67° 36' W), Catamarca, Argentina.

Conservación: Datos Insuficientes (DD) (IUCN *et al*., 2004).

Citas: BERTONATTI (1994), DUELLMAN (1999), GALLARDO & VARELA DE OLMEDO (1992), LAVILLA (1994a "1992", 2001), LAVILLA & BARRIONUEVO (2005), LAVILLA & CEI (2001), LAVILLA & LAURENT (1988b), LAVILLA *et al.* (2000a, 2002).

Telmatobius pisanoi Laurent, 1977.

Acta Zool. Lilloana, 32(10): 196.

Etimología:Lat. *pisanoi,* sustantivo en modo genitivo de Pisanó (Armando), biólogo ítalo-argentino.

Tipo portador de nombre: FML 02442, hembra adulta.

Localidad tipo: km 93, camino a Tafí del Valle, Argentina.

Conservación: Amenazado (EN), criterio B1ab(ii,iii,iv,v) + 2ab(ii,iii,iv,v) (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: Descrito originalmente como subespecie de *T. hauthali* y elevada a estatus específico por LAURENT & LAVILLA (1986). El "camino a Tafí del Valle" mencionado en la localidad tipo corresponde a la ruta provincial 307; las coordenadas de Amaicha del Valle, la localidad importante más próxima a la localidad tipo son 26° 36' S, 65° 55' W.

Citas: ALCAIDE DE PUCCI *et al.* (1992), CANATELLA (1999), CEI (1980), DE OLIVEIRA *et al.* (2002), HAAS (1995), LAURENT (1970b, 1977), LAURENT & LAVILLA (1986), LAURENT & TERÁN (1981), LAVILLA (1994a "1992", 2001), LAVILLA & BARRIONUEVO (2005), LAVILLA & CEI (2001), LAVILLA & FABREZI (1993), LAVILLA *et al.* (1993, 2000a), MANGIONE DE MOPTI *et al.* (1992), MANZUR (1978), MONTERO & PISANÓ (1990, 1992 "1991"), RENGEL *et al.* (1988b). Como *T. hauthali pisanoi*: CEI (1986), HARDING (1983), LAURENT (1977).

Telmatobius platycephalus

Lavilla & Laurent, 1988.
Alytes, 7(3): 78.

Etimología: Gr. *platys,* amplio, plano + *kephale,* cabeza.

Tipo portador de nombre: FML 03763.

Localidad tipo: El Angosto, 6 km S de El Moreno (23° 52' S, 65° 48' W), Jujuy (3600 m), Argentina.

Conservación: Amenazado (EN), criterio B1ab(iii) + 2ab(iii) (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: Una muestra de esta población fue identificada por ANDERSSON (1906) como *Telmatobius jelskii*. En ciertos puntos de su distribución vive en simpatría con *T. hypselocephalus.*

Citas: BERTONATTI (1994), DUELLMAN (1999), GALLARDO & VARELA DE OLMEDO (1992), LAURENT & LAVILLA (1991 "1990"), LAVILLA (1994a "1992", 2001), LAVILLA & BARRIONUEVO (2005), LAVILLA & CEI (2001), LAVILLA & LAURENT (1988a), LAVILLA *et al.* (2000a, 2002). Como *T. jelskii*: ANDERSSON (1906).

Telmatobius punctatus Vellard, 1955.

Mem. Mus. Hist. Nat. J. Prado, 4: 22.

Etimología: Lat. *parvus*, pequeño.

Tipo portador de nombre: MHNJP 240, sin indicación formal sobre el número de

ejemplares. MORALES *et al.* (1990) designaron al sintipo macho de 52.3 mm de longitud total como lectotipo, con el número MHNSM 7681.

Localidad tipo: Santa María del Valle (09° 51' S, 76° 08' W), Huanuco, Perú.

Conservación: No Evaluado (NE) (IUCN *et al.*, 2004).

Comentarios: Descrito originalmente como subespecie de *T. brevirostris*. SINSCH *et al.* (1995) la incluyeron en la sinonimia de dicha especie, mientras que LEHR (2005) la consideró especie plena.

Citas: Como *T. brevirostris punctatus*: CEI (1986), DE MACEDO (1960), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), MORALES *et al.* (1990), SINSCH *et al.* (1995), VELLARD (1955b). Como *T. punctatus*: LEHR (2005).

Telmatobius rimac Schmidt, 1954. *Fieldiana Zool.*, 34(26): 278.

Etimología: Quchua *rimaj,* el que habla, elocuente. Nombre de un río del Perú.

Tipo portador de nombre: UMMZ 55596, macho adulto.

Localidad tipo: Río Blanco, tributario del río Rimac, Perú.

Conservación: Preocupación Menor (LC) (IUCN *et al.*, 2004).

Comentarios: VELLARD (1955b) describió una subespecie, que fue sinonimizada con el taxón nominal por SINSCH *et al.* (1995).

Citas: Como *T. rimac*: AGUILAR & PACHECO (2005), CÓRDOVA & DESCAILLEAUX (2005), DUELLMAN (1999), FROST (1985), HERRMANN (1999), KLUGE (1983), LEHR *et al.* (2002a, b, 2005), LYNCH (1978), MARX (1958), MORALES (1995), RODRÍGUEZ *et al.* (1993), SCHMIDT (1954), SINSCH & JURASKE (1995), SINSCH *et al.* (1995, 2005). Como *T. rimac rimac*: CEI (1986), DE MACEDO (1960), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), VELLARD (1955b9.

Sinónimos:

Telmatobius rimac meridionalis Vellard, 1955. *Mem. Mus. Hist. Nat. J. Prado*, 4: 18.

Etimología: Lat. *meridionalis*, austral, del sur.

Tipo portador de nombre: MHNJP 485, sin indicación sobre el número de ejemplares en la descripción original; al menos ocho adultos fueron empleados para mediciones (VELLARD, 1955b). MORALES *et al.* (1990) consideraron al sintipo MHNJP 485, macho de 38.9 mm de longitud total como lectotipo, con el número MHNSM 7657.

Localidad tipo: Cunuco, Tupe (12° 49' S, 75° 46' W), al S de Lima, Perú.

Comentarios: Sinonimizada con *T. rimac* por SINSCH *et al.* (1995).

Citas: CEI (1986), DE MACEDO (1960), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), MORALES *et al.* (1990), SINSCH *et al.* (1995), VELLARD (1955b).

Telmatobius sanborni Schmidt, 1954. *Fieldiana Zool.*, 34(26): 280.

Etimología: Lat. *sanborni,* sustantivo en modo genitivo masculino de Sanborn (Colin Campbell), colector del material sobre el que se basó la descripción.

Tipo portador de nombre: CNHM 40247, macho adulto.

Localidad tipo: Limbani (14° 08' S, 69° 42' W), Puno, Perú.

Conservación: No Evaluado (NE) (IUCN *et al.*, 2004).

Comentarios: Considerado como sinónimo de *Telmatobius marmoratus rugosus* por VELLARD (1960), criterio seguido por autores subsecuentes, aunque CADLE & PATTON (1988) y DE LA RIVA (2005) lo consideraron una buena especie.

Citas: CADLE & PATTON (1988), DE LA RIVA (2005), KLUGE (1983), LEHR (2005), LYNCH (1986), MARX (1958), SCHMIDT (1954), VELLARD (1960).

Telmatobius schreiteri Vellard, 1946. *Acta Zool. Lilloana*, 3: 321.

Etimología: Lat. *schreiteri,* sustantivo en

modo genitivo masculino de Schreiter (Rodolfo), naturalista germano-argentino.

Tipo portador de nombre: FML 00216, macho adulto.

Localidad tipo: Aimogasta (28° 33' S, 66° 49' W), La Rioja, Argentina.

Conservación: Amenazado (EN), criterio B2ab(iii) (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: En la descripción original, FML 00216 fue designado "Type", y FML 00029 fue designado "Holotype". El primer ejemplar tiene precedencia de línea y fija el nombre para la población de La Rioja; el segundo ejemplar corresponde a *T. laticeps* (véase LAURENT, 1970b, 1977).

Citas: Como *T. scheriteri*: ALTIG & JOHNSTON (1986), BERTONATTI (1994), CEI (1980, 1986, 1987), CHEBEZ (1994), DUELLMAN (1999), FROST (1985), HARDING (1983), LAVILLA (1994a "1992", 2001), LAVILLA & BARRIONUEVO (2005), LAVILLA & CEI (2001), LAVILLA *et al.* (2000a), MANZUR (1978), VELLARD (1946). Como *T. hauthali schreiteri*: CEI (1953, 1956), DE MACEDO (1960), GALLARDO (1962), GORHAM (1966, 1974), VELLARD (1951, 1955a).

Telmatobius scrocchii Laurent & Lavilla, 1986. *Cuad. Herpetol*., 2(4): 11.

Etimología: Lat. *scrocchii,* sustantivo en modo genitivo de Scrocchi (Gustavo J.), herpetólogo argentino.

Tipo portador de nombre: FML 03532, hembra adulta.

Localidad tipo: Campo El Arenal (27° 06' S, 66° 20' W), Andalgalá, Catamarca, Argentina.

Conservación: Amenazado (EN), criterio B1ab(ii,iii,iv,v) + 2ab(ii,iii,iv,v) (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: Durante mucho tiempo, la población de Campo Arenal fue considerada como *T. hauthali*. La población del río El Ingenio desapareció por una creciente de gran magnitud, con notable remoción en masa de rocas, ocurrida en el verano de 1997.

Citas: BERTONATTI (1994), CEI (1987), CHEBEZ (1994), DUELLMAN (1999), GALLARDO & VARELA DE OLMEDO (1992), LAURENT & LAVILLA (1986), LAVILLA (1994a "1992", 2001), LAVILLA & BARRIONUEVO (2005), LAVILLA & CEI (2001), LAVILLA *et al.* (2000a, 2002). Como *T. hauthali hauthali*: LAURENT (1970b).

Telmatobius sibiricus De la Riva & Harvey, 2003. *Herpetologica*, 59(1): 128.

Etimología: Lat. *sibiricus*, sustantivo en aposición formado por [Serranía de la] Siberia + Gr. *ikos*, perteneciente a.

Tipo portador de nombre: NK-A965, macho adulto.

Localidad tipo: Río Chua Khocha (17º 47' S, 64º 42' W), Serranía Siberia, Provincia Carrasco, Departamento Cochabamba, 2050 m, Bolivia.

Conservación: Amenazado (EN), criterio B1ab(iii) (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: Según DE LA RIVA (2005), el taxón referido como *Telmatobius* sp. A. por KÖHLER (2000), y parte de los atribuídos a *Telmatobius simonsi* por DE LA RIVA (1990, 1994a, b) pertenecen a *T. sibiricus.*

Citas: DE LA RIVA (2005), DE LA RIVA & HARVEY (2003). Como *Telmatobius* sp. A: KÖHLER (2000).

Telmatobius simonsi Parker, 1940. *Trans. Linn. Soc. London*, 3(1): 210.

Etimología: Lat. *simonsi,* sustantivo en modo genitivo de Simons (P.O.), colector del material sobre el que se basó la descripción.

Tipo portador de nombre: BMNH 1902. 5. 29. 103, macho adulto.

Localidad tipo: Sucre (19° 02' S, 65° 17' W), Bolivia.

Conservación: Casi Amenazado (NT) (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: Los ejemplares atribuídos a *Telmatobius* cf. *simonsi* por KÖHLER (2000) pertenecen a este taxón (DE LA RIVA, 2005). La especie fue redescrita por DE LA RIVA & HARVEY (2003).

Citas: DE LA RIVA (1990, 2005), DE LA RIVA & HARVEY (2003), DE LA RIVA *et al.* (2000), DUELLMAN (1999), ERGUETA & SARMIENTO (1992), FROST (1985), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), HARVEY (1997), KÖHLER (2000), LYNCH (1978), REICHLE (2003b), VELLARD (1951). Como *T. marmoratus simonsi*: CEI (1986).

Telmatobius stephani Laurent, 1973.
Acta Zool. Lilloana, 30: 164.

Etimología: Lat. *stephani,* sustantivo en modo genitivo masculino de Halloy (Stephan), botánico belga-argentino.

Tipo portador de nombre: FML 01743, macho adulto.

Localidad tipo: Río Encrucijada, cerca de Las Juntas (28° 08' S, 65° 54' W), Sierra del Manchao, Catamarca, Argentina.

Conservación: Amenazado (EN), criterio B1ab(iii) + 2ab(iii) (IUCN *et al*., 2004).

Citas: BERTONATTI (1994), CEI (1980, 1986, 1987), CHEBEZ (1994), DUELLMAN (1999), FROST (1985), GALLARDO (1987a, b), GALLARDO & VARELA DE OLMEDO (1992), LAURENT (1973), LAVILLA (1994a "1992", 2001), LAVILLA & BARRIONUEVO (2005), LAVILLA & CEI (2001), LAVILLA & MANZANO (1995), LAVILLA *et al.* (2000a, b), LYNCH (1978), MORESCALCHI (1973).

Telmatobius thompsoni Wiens, 1993. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, 162: 62.

Etimología: Lat. *thompsoni,* sustantivo en modo genitivo de Thompson (F.G.), colector del material sobre el que se basó la descripción.

Tipo portador de nombre: UF 39734, macho adulto.

Localidad tipo: 13 km ESE de Yamobamba, 18 km SE de Agallpampa en el camino de Otuzco a Humachuco (07° 59' S, 78° 36' W), 3290 m, Departamento La Libertad, Perú.

Conservación: Amenazado (EN), criterio A3e (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: Notablemente similar a *Telmatobius brevipes*.

Citas: DUELLMAN (1999), LEHR (2005), WIENS (1993).

Telmatobius timens De la Riva, Aparicio & Ríos, 2005.
J. Herpetol., 39(3): 410.

Etimología: Lat. *timens,* alarmado, asustado, con miedo, en referencia a la amenaza a la que están sometidos por la proliferación de la quitridiomicosis.

Tipo portador de nombre: CBF 5679, macho adulto.

Localidad tipo: Valle de Tojoloque (14° 44' S, 69° 01' W), Provincia Fianz Tamayo, Departamento de la Paz, Bolivia.

Comentarios: Citado como *Telmatobius* sp. en De la Riva (2005).

Telmatobius truebae Wiens, 1993.
Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, 162: 65.

Etimología: Lat. *Truebae,* sustantivo en modo genitivo femenino de Trueb (L.), herpetóloga estadounidense.

Tipo portador de nombre: KU 181528, macho adulto.

Localidad tipo: Pomacochas (= Florida; 05° 49' S, 77° 55' W), 2180 m, Departamento Amazonas, Perú.

Conservación: Amenazado (EN), criterio A3e (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: Simpátrida con *Telmatobius atahualpai* en las proximidades del Abra Barro Negro (WIENS, 1993).

Citas: BURTON (1998), DUELLMAN (1999), LEHR (2005), WIENS (1993).

Telmatobius vellardi Munsterman & Leviton, 1959. *Occ. Pap. Nat. Hist. Mus. Stanford Univ.*, 7: 1.

Etimología: Lat. *vellardi,* sustantivo en modo genitivo masculino de Vellard (Jehan), naturalista francés.

Tipo portador de nombre: Holotipo SU 18100, hembra adulta en la descripción original. CAS-SU 18100 según MERINO-VITERI *et al*. (2005).

Localidad tipo: Montañas de Cajanuma, 15 km S de Loja (04° 05' S, 79° 12' W), 2900 m, Ecuador.

Conservación: En Peligro Crítico (CR), criterio A2ace; B2ab(i,ii,iii,iv,v) (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: La especie fue registrada por última vez en agosto de 1987 (véase MERINO-VITERI *et al.*, 2005). *Telmatobius niger* (no BARBOUR & NOBLE, 1920, *sensu* PARKER, 1934), es considerado sinónimo de *T. vellardi*.

Citas: CEI (1986), COLOMA (1991), DUELLMAN (1999), FROST (1985), GORHAM (1966, 1974), HARDING (1983), LYNCH (1978), MERINO-VITERI *et al.* (2005), MUNSTERMAN & LEVITON (1959), TRUEB (1979).

Telmatobius verrucosus Werner, 1899. *Zool. Anz*., 22: 482.

Etimología: Lat. *verruca,* excrecencia de la piel + *-ous*, rico en, abundante en.

Tipo portador de nombre: No definido en la descripción original. NHMW 22921 según DE LA RIVA (2005); no NHMW 22922 como se lo citó repetidamente (e.g. HÄUPL & TIEDEMANN, 1978; FROST, 1985; HÄUPL *et al*., 1994).

Localidad tipo: Chaco, Bolivia, en la descripción original. Corregido a Chaco (16° 20' S, 67° 48' W), sobre el río Unduavi, La Paz, Bolivia, por VELLARD (1951), sobre una sugerencia realizada por PARKER (1940).

Conservación: Vulnerable (VU), criterio B1ab(iii) (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: VELLARD (1970) consideró a este taxón como subespecie de *T. marmoratus*. La incorrecta identificación del tipo portador de nombre llevó a serias confusiones, incluyendo la descripción de la especie que se incluye en la sinonimia.

Citas: BARBOUR & NOBLE (1920), DE LA RIVA (1990, 2005), DE LA RIVA *et al.* (2000), DE MACEDO (1960), DUELLMAN (1999), ERGUETA & MORALES (1996), FROST (1985), GORHAM (1966), HARDING (1983), HÄUPL & TIEDEMANN (1978), HÄUPL *et al*. (1994), LYNCH (1978, 1986), NIEDEN (1923), REICHLE (2003b), VELLARD (1951, 1970), WERNER (1899, 1901). Como *T. marmoratus verrucosus*: CEI (1986), GORHAM (1974), VELLARD (1969 "1968", 1970).

Sinónimos:

Telmatobius jahuira Lavilla & Ergueta, 1995. *Alytes*, 13(2): 46.

Etimología: Aymara *jahuira*, agua.

Tipo portador de nombre: CBF 01675. Macho adulto.

Localidad tipo: Río Chairo, en las proximidades de la Mina Copacabana (ca. 16° 06' S, 67° 50' W), Kkota Pata, Departamento La Paz, Bolivia.

Comentarios: En la sinonimia de *Telmatobius verrucosus* según DE LA RIVA (2005).

Citas: DE LA RIVA (2005), DE LA RIVA *et al.* (2000), DUELLMAN (1999), ERGUETA SANDOVAL (1993), LAVILLA & ERGUETA SANDOVAL (1995a), REICHLE (2003b).

Telmatobius vilamensis Formas, Benavides & Cuevas, 2003. *Herpetologica*, 59(2): 255.

Etimología: Vilama + Lat *-ensis*, sufijo que denota lugar o localidad.

Tipo portador de nombre: IZUA 3080, macho adulto.

Localidad tipo: Río Vilama (22º 51' S,

23º 25' W), 6.6 km NE (por carretera) de San Pedro de Atacama, Provincia El Loa, Región de Antofagasta, 3110 m, Chile.

Conservación: Datos Insuficientes (DD) (IUCN *et al*., 2004).

Comentarios: Algunas referencias previas bajo el nombre *Telmatobius halli* corresponden a esta especie.

Citas: FORMAS *et al.* (2003, 2005).

Telmatobius yuracare De la Riva, 1994. *Herpetologica*, 50(1): 39.

Etimología: Yuracare, *yuracare,* nombre de una etnia aborígen que habita en los Departamentos Santa Cruz y Cochabamba (Bolivia) y de su cultura.

Tipo portador de nombre: CET A650, macho adulto.

Localidad tipo: Sehuencas (17º 30' S, 65º 54' W), 19 km N de Monte Punco, Provincia Carrasco, Departamento Cochabamba, Bolivia.

Conservación: Vulnerable (VU), criterio B1ab(iii) (IUCN *et al*., 2004).

Citas: DE LA RIVA (1994a, 2005), DE LA RIVA *et al.* (2000), DUELLMAN (1999), ERGUETA & MORALES (1996), FABREZI (2001), KÖHLER (2000), KÖHLER *et al.* (1995), REICHLE (2003b).

Telmatobius zapahuirensis Veloso, Sallaberry, Navarro, Iturra, Valencia, Penna & Díaz, 1982, *in* Veloso, A. & Bustos, E. (eds.), *El Hombre y los Ecosistemas de Montaña…* : 135-268.

Etimología: Zapahuira, quebrada en Arica + Lat. -*ensis*, sufijo que denota lugar o localidad.

Tipo portador de nombre: DBGUCH 0629, hembra adulta.

Localidad tipo: Quebrada de Zapahuira (18° 16' S, 69° 35' W), 30 km N de Murmuntani, Arica, Chile.

Conservación: En Peligro Crítico (CR), criterio B1ab(iii,v) + 2ab(iii,v) (IUCN *et al*., 2004).

Citas: CUEVAS & FORMAS (2002), DÍAZ-PÁEZ & ORTIZ (2003), DUELLMAN (1999), FORMAS (1995), FORMAS *et al.* (2003, 2005), FROST (1985), GLADE (1988), NÚÑEZ *et al.* (1997), PENNA & VELOSO (1987), VELOSO & NAVARRO (1988).

***Telmatobius* sp.**

Comentarios: Bajo este nombre se incluyen aquellas citas con atribuciones específicas dudosas o no identificadas a nivel específico.

Citas: APARICIO (1999), BOGART (1973), DE LA RIVA (2005), FRITZSCH *et al.* (1987), HARVEY (1997), IBÁÑEZ & CÓRDOVA (1976), LAVILLA (1999), LAVILLA & SCROCCHI (1999), LYNCH (1986), PALAVECINO (1999), RINGUELET (1980), YOUNG *et al.* (2001).

BIBLIOGRAFÍA COMENTADA

ACCAME MURATORI, R., FALUGI, C. & COLOSI, R. (1976a): Adattamento respiratorio del *Telmatobius culeus* all'ambiente del Lago Titicaca. *Bollettino di Zoologia,* 43(4): 339.

Breve descripción de algunas estructuras anatómicas relacionadas con la respiración. Aparentemente es un resumen de ACCAME MURATORI *et al*. (1976b).

ACCAME MURATORI, R., FALUGI, C. & COLOSI, R. (1976b): Osservazioni su alcuni aspetti dell'anatomia del *Telmatobius culeus* (Garman, 1875) visti come adattamento al particolare ambiente del Lago Titicaca. *Atti della Reale Academia Nazionale dei Lincei, Ser. 8*, 61(5): 508-512.

Estudio centrado en las estructuras relacionadas con la respiración, incluyendo la descripción microscópica de pulmones, mucosa palatina y la piel dorsal y ventral de

Telmatobius culeus. También incluye algunos caracteres morfométricos.

AGUILAR, C. & PACHECO, V. (2005): Contribución de la morfología bucofaríngea larval a la filogenia de *Batrachophrynus* y *Telmatobius*. Pp. 219-238, *in*: este volumen.

Analizan la morfología bucofaríngea de larvas de diversas especies, incluyendo siete del género *Telmatobius* (*T. arequipensis, T. brevipes, T. carrillae, T. culeus, T. jelskii, T. marmoratus* y *T. rimac*), y concluyen que las dos especies reconocidas actualmente en *Batrachophrynus* no constituyen una unidad monofilética, siendo *B. brachydactylus* más afín a *Telmatobius.*

ALCAIDE DE PUCCI, M.F., MANGIONE DE MOPTI, S. & TERÁN, H.R. (1992): Análisis histoquímico de las mucinas de la lengua de tres especies de la fam. Leptodactylidae (Anura). *Acta Zoologica Lilloana*, 42(1): 35-40.

Análisis de mucinas linguales de *Telmatobius pisanoi*.

ALLEN, W.R. (1922): Notes on the andean frog, *Telmatobius culeus* (Garman). *Copeia*, 108: 52-54.

Confirma lo descrito por GARMAN (1875) sobre los hábitos completamente acuáticos de *Telmatobius culeus*, incluyendo comentarios sobre la gran vascularización de la piel, el tamaño reducido de los pulmones y el hecho que estos órganos estén siempre llenos de "aire". Al mismo tiempo refuta los comentarios de GARMAN (1875) acerca de los depredadores y brinda una lista de los principales componentes de la dieta.

ALTIG, R.A. & JOHNSTON, G.F. (1986): Major characteristics of free living anuran tadpoles. *Smithsonian Herpetological Information Service*, 67: 1-75.

Síntesis de las características larvales de *Telmatobius ceiorum*, *T. halli*, *T. hauthali*, *T. marmoratus*, *T. oxycephalus*, *T. pefauri*, *T. peruvianus* y *T. schreiteri*. Bajo el género *Telmatobius* incluye a *Alsodes montanus*, *Atelognathus patagonicus*, *A. reverberii* y *Somuncuria somuncurensis*.

ALTIG, R.A. & MCDIARMID, R.W. (1999): Diversity. Familial and generic characterizations. Pp. 295-337, *in*: McDiarmid, R.W. & Altig, R. (eds.), *Tadpoles. The Biology of Anuran Larvae*. University of Chicago Press, Chicago.

Caracteriza al género *Telmatobius* en base a caracteres larvales (p. 318).

ANDERSEN, M.L. (1978): *The Comparative Myology and Osteology of the Carpus and Tarsus of Selected Anurans*. Unpublished PhD Thesis, University of Kansas, Lawrence.

No consultada.

ANDERSSON, L.G. (1906): On batrachians from Bolivia, Argentina and Perú, collected by Erland Nordenskiold 1901-1902 and Nils Holmgren 1904-1905. *Arkiv för Zoologi*, 3(12): 1-19 + 1 pl.

Los ejemplares de *Telmatobius* coleccionados en El Moreno, Jujuy, Argentina fueron erróneamente identificados como *T. jelskii*, un taxón peruano. Véase LAVILLA & LAURENT (1988a, b) y LAURENT & LAVILLA (1991 "1990").

ANDERSSON, L.G. (1914): A new *Telmatobius* and new teiidoid lizards from South America. *Arkiv för Zoologi*, 9(3): 1-12.

Descripción original de *Telmatobius duseni,* hoy en el género *Cycloramphus.*

ANDERSSON, L.G. (1939): Batrachians from Burma collected by Dr. R. Malaise, and from Bolivia and Ecuador collected by Dr. C. Hammarlund. *Arkiv för Zoologi*, 30A(23): 1-24.

Redescripción de adultos y larvas de *Telmatobius aemaricus* (= *T. marmoratus*

sensu lato) de Chiripa, Querqueta y San José, en las proximidades del lago Titicaca en Bolivia.

ANDREI, M. (1979): New foreign herpetological materials recently acquired by the 'Grigore Antipa' Museum of Natural History (1968-1978). *Travaux du Museum d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa",* 20(2): 631-635.

Señala la presencia de *Telmatobius culeus* en las colecciones del museo.

ANGEL, F. (1923): Sur un batracien nouveau du Perou appartenant au genre *Telmatobius*. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie*, *10e ser.*, VI: 107-111.

Descripción original de *Telmatobius culeus escomeli* bajo el nombre de *T. escomeli*, proveniente de "...Lac Titicaca, Region Peruvienne...". Véase comentarios en GUIBÉ (1950 "1948") y VELLARD (1953).

APARICIO, J. (1993): Herpetofauna de Huaraco, un ecosistema andino en el altiplano central de Bolivia. *Ecología en Bolivia: Documentos, serie Zoología*, 4: 1-38.

Telmatobius marmoratus integra la batracofauna de la región. La información brindada incluye una breve redescripción morfológica y datos de distribución, aspectos ecológicos, sexualidad y reproducción.

APARICIO, J. (1996): Fauna de una localidad del Altiplano Central Huajara, Departamento de Oruro (Bolivia). *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental,* 1(1): 21-28.

Entre las cinco especies de anfibios de la región se incluye a *Telmatobius marmoratus*.

APARICIO, J. (1999): Herpetofauna de la Reserva Nacional de Fauna Altoandina Ulla Ulla, Departamento de La Paz, Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental*, 5: 13-23.

Telmatobius marmoratus, junto a una especie no identificada de este género, integran la batracofauna de la reserva.

AUTORIDAD NACIONAL DEL LAGO TITICACA & PNUD (2001): *Informe Final Plan Maestro Reserva Nacional del Titicaca.* Centro de Investigación de Recursos Naturales y Medio Ambiente y Centro de Desarrollo Agrario y Forestal, Puno, Perú, 85 pp.

Considera a *Telmatobius culeus* y *T. marmoratus* como especies en situación indeterminada de conservación, y proponen la prohibición de la caza, extracción, transporte, tenencia y exportación con fines comerciales, salvo para fines de investigación.

BARBIERI, F.D. (1954a): Observaciones preliminares sobre los cromosomas de *Telmatobius schreiteri*. *Scientia Genetica*, 4(4): 223-226.

La especie considerada fue *Telmatobius laticeps*. Trabajo muy relacionado con el de PISANÓ (1954/57); muestra que no existen diferencias ni en el número ni el la estructura de las larvas "normales" y "enanas" de este taxón.

BARBIERI, F.D. (1954b): Un caso de reversión heterotípica en tejido somático de un batracio anuro del género *Telmatobius*. *Scientia Genetica*, 4(4): 272-274.

Describe un caso de meiosis somática en células de la cola de *Telmatobius laticeps*, bajo el nombre de *Telmatobius schreiteri* (véase BARBIERI, 1954a).

BARBOUR, T. & NOBLE, G.K. (1920): Some amphibians of northwestern Peru, with a revision of the genera *Phyllobates* and *Telmatobius*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, LXIII(8): 395-427 + 3 pl.

Establece las diferencias entre *Telmatobius* y *Cycloramphus*. Considera a *Cophaeus* Cope como sinónimo de *Telmatobius*. Descripción

original de *T. niger* y *T. ignavus* (véase TRUEB, 1979). Redescribe y da una clave para *T. aemaricus* (= *T. marmoratus*), *T. angustipes*, *T. culeus*, *T. hauthali*, *T. ignavus*, *T. jelskii*, *T. marmoratus*, *T. niger*, *T. peruvianus*, *T. pustulosus* y *Telmatobius verrucosus*. Dos especies de *Alsodes* (*A. laevis* y *A. montanus*) se incluyen como *Telmatobius*. También considera que la presencia de *T. jelskii* en Argentina (siguiendo a ANDERSSON, 1906) y considera que la presencia de *T. aemaricus* y *T. marmoratus* en Chile (según WERNER, 1897) debe ser confirmada. Véase CAPURRO (1953), LAVILLA & LAURENT (1988a, b) y LAURENT & LAVILLA (1991 "1990").

BAUER, A. & ADLER, K. (2001): The dating and correct citation of A.F.A. Wiegmann's "Amphibien" section of Meyen's Reise um die Erde, with a bibliography of Wiegmann's herpetological publications. *Archives of Natural History*, 28(3): 313-326.

Señala la confusión existente con relación a la fecha de publicación de la sección Anfibios del viaje de Meyen debido a las diversas versiones existentes. Presentan, además, la bibliografía comentada de 29 trabajos de Wiegmann. Véase LAVILLA (1997).

BAUER, A.M., GÜNTHER, R. & KLIPFEL, M. (1995): The herpetological contributions of Wilheim C.H. Peters (1815-1883). Pp. 5-87, *in*: Bauer, A.M., Günther, R. & Klipfel, M. (eds.), *The Herpetological Contributions of Wilheim C.H. Peters (1815-1883)*. Facsimile Reprints in Herpetology, SSAR.

En la synopsis de los taxones publicados por Peters se incluyen, entre otros, *Batrachophrynus, B. brachydactylus, B. macrostomus, Pseudobtrachus* (sinónimo más reciente de *Telmatobius*), *Pseudobatrachus Jelskii* (nombre actual: *Telmatobius jelskii*), con información sobre tipos portadores de nombre y localidad tipo.

BENAVIDES, E. (2005): The *Telmatobius* species complex in Lake Titicaca: applying phylogeographic and coalescent approaches to evolutionary studies of highly polymorphic Andean frogs. Pp. 167-185, *in*: este volumen.

Alcanza resultados similares a los presentados en BENAVIDES *et al*. (2002a), pero esta vez a través del estudio de ADN mitocondrial (Cyt-b gene).

BENAVIDES, E., ORTIZ, J.C. & SITES, J.W. (2002a): Species boundaries among the *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) of the Lake Titicaca basin: allozyme and morphological evidence. *Herpetologica,* 58(1): 31-55.

Sobre la base del análisis de aloenzimas y morfometría de los taxones de *Telmatobius* del lago Titicaca y su cuenca, las cuatro subespecies hasta entonces reconocidas en *T. albiventris* (*T. a. albiventris, T. a. globulosus, T.a. parkeri* y *T.a. punensis*), así como las de *T. crawfordi* (*T.c. crawfordi* y *T.c. semipalmatus*) se incluyen en la sinonimia de *T. culeus.* Las demás especies reconocidas en la cuenca son *Telmatobius* aff. *halli* y una especie nueva.

BENAVIDES, E., ORTIZ, J.C. &. FORMAS, J.R. (2002b): A new species of *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) from Northern Chile. *Herpetologica,* 58(2): 210-220.

Descripción original de *Telmatobius fronteriensis,* de la región de Puquios, cerca de Ollagüe, en el N de Chile.

BERG, G. (1896/97): Batracios argentinos. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires,* 5(2): 147-226.

Pone en duda la validez de *Telmatobius hauthali* Koslowsky, 1895. Véase LAURENT & LAVILLA (1986).

BERGER, L., SPEARE, R. & HYATT, A.D. (1999): Chytrid fungi and amphibian declines: overview, implications and future directions. Pp. 23-33, *in*: Campbell,

A. (ed.), *Declines and Disappearances of Australian Frogs*. Environment Australia, Canberra.

Señala la presencia de quitridiomicosis en adultos of *Telmatobius niger* coleccionados en 1989 en la Provincia de Azuay, Ecuador.

BERTONATTI, C. (1994): Lista propuesta de anfibios y reptiles amenazados de extinción. *Cuadernos de Herpetología*, 8(1): 164-171.

De acuerdo a criterios desarrollados por la Fundación Vida Silvestre Argentina, *Telmatobius atacamensis* es considerada como especie en peligro, *T. hypselocephalus* como indeterminada, *T. ceiorum*, *T. contrerasi*, *T. hauthali*, *T. oxycephalus*, *T. pinguiculus*, *T. platycephalus*, *T. schreiteri*, *T. scrocchii* son consideradas raras y *T. stephani* como vulnerable.

BLANCAS SANCHEZ, F. (1959): Comunidades y campos de vida de Acolla y sus alrededores (Provincia de Jauja, Departamento de Junín), con estudio especial de los vertebrados. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado",* 7: 1-160.

Descripción de hábitos y hábitats de adultos y larvas de *Telmatobius jelskii*. Presenta la fotografía de un ejemplar adulto y una breve descripción del canto. El nombre vernáculo de este taxón es "huanchas".

BOGART, J.P. (1973): Evolution of anuran karyotypes. Pp. 337-348, *in*: Vial, J.L. (ed.), *Evolutionary Biology of Anurans. Contemporary Research on Major Problems.* University of Missouri Press, Missouri.

Breve comentario sobre el cariotipo de *Telmatobius* (2n = 26). Véase BRUM-ZORRILLA & SÁEZ (1968).

BOTTARI, C.V. (1972): Caracteres iso-alométricos en larvas de *Telmatobius*. *Acta Zoologica Lilloana,* 29: 47-65.

Análisis morfométrico de larvas de *Telmatobius marmoratus*, *T. halli*, *T. laticeps* (como *T. hauthali*), *Somuncuria somuncurensis*, *Atelognathus reberverii*, *A. patagonicus* y *Alsodes montanus* (considerando estos últimos cuatro taxones como *Telmatobius*), empleando seis medidas.

BOULENGER, G.A. (1882): *Catalogue of the Batrachia Salientia s. Ecaudata in the Collection of the British Museum*. British Museum, London, xvi + 503 pp + 30 pl.

Incluye una definición de *Telmatobius* y breves redescripciones de *T. peruvianus*, *T. aemaricus* (= *T. marmoratus sensu lato*), *T. jelskii*, *T. marmoratus*, *T. pustulosus* y *T. angustipes*. Con dudas, considera a *T. culeus* como un sinónimo de *T. jelskii*, y a *Telmatobius brasiliensis* (= *Cycloramphus*) como una especie dudosa. Sinonimiza *Pseudobatrachus* Peters, 1873 con *Telmatobius*.

BRUM-ZORRILLA, N. & SÁEZ, F.A. (1968): Chromosomes of Leptodactylidae. *Experientia*, 24: 969 + 1 tab.

Describe la existencia de 2n = 22 cromosomas para un taxón indeterminado de *Telmatobius* del grupo *marmoratus.*

BURGER, W.L. (1954): Two family groups of neotropical frogs. *Herpetologica,* 10: 194-196.

Establece que la correcta autoría de la subfamilia Telmatobiinae es debida a FITZINGER (1843) y no a VELLARD (1951).

BURTON, T.C. (1998): Pointing the way: the distribution and evolution of some characteres of the finger muscles of frogs. *American Museum Novitates*, 3229: 1-13.

Analiza la musculatura de la mano de diversos grupos de anfibios, incluyendo *Telmatobius brevipes, T. culeus, T. marmoratus, T. peruvianus* y *T. truebae.* Un resultado muy interesante de esta contribución es la segregación de *Batrachophrynus* + *Lynchophrys* (= *Batrachophrynus*) con respecto a *Telmatobius* y los demás Leptodactylidae, género al que el

autor incluye en Calyptocephalellini, junto a *Caudiverbera* y *Telmatobufo*.

CADLE, J.E. & PATTON, J.L. (1988): Distribution patterns of some amphibians, reptiles, and mammals of the eastern Andean slope of southern Peru. Pp. 225-244, *in*: Heyer, W.R. & Vanzolini, P.E. (eds.), *Proceedings of a Workshop on Neotropical Distribution Patterns*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.

Proporciona la distribución ecológica, altitudinal y macrogeográfica de anfibios, reptiles y mamíferos de los Andes del sur de Perú. Se incluye información sobre tres especies de *Telmatobius*: *T. marmoratus*. *T. jelskii* y *T. sanborni*, aunque no existe una argumentación válida para la revalidación de este último nombre (*T. sanborni* fue considerado sinónimo de *T. marmoratus rugosus* por VELLARD (1960) y su elevación a rango específico es justificada por DE LA RIVA, 2005).

CANNATELLA, D.C. (1985): The systematic status of *Syrrhophus juninensis* (Anura: Leptodactylidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 98: 774-777.

Se establece la combinación *Phrynopus juninensis* para este taxón sucesivamente considerado dentro de los géneros *Syrrhophus*, *Eupsophus* y *Telmatobius* (véase LYNCH, 1978).

CANATELLA, D.C. (1999): Architecture. Cranial and axial musculoskeleton. Pp. 52-91, *in*: McDiarmid, R.W. & Altig, R. (eds.), *Tadpoles. The Biology of Anuran Larvae*. University of Chicago Press, Chicago.

El resumen (p. 56) menciona las especies de *Telmatobius* sobre las que existen estudios de condrocráneo: *T. ceiorum, T. culeus, T. espadai* (como *T. bolivianus*)*, T. jelskii, T. laticeps, T. marmoratus* y *T. pisanoi.*

CAPURRO, L.F. (1950): Batracios de Tarapacá. *Investigaciones Zoológicas Chilenas*, 1(1): 9-12.

Describe a *Telmatobius peruvianus* de la región de Putre (Chile), redescribe los adultos y describe las larvas.

CAPURRO, L.F. (1953): *Telmatobius marmoratus* (D & B) nueva especie para Chile. *Investigaciones Zoológicas Chilenas*, 2(2): 19-22.

Asevera que es la primera cita para Chile de *Telmatobius marmoratus,* provenientes del área de Cancosa, cerca de la Quebrada de Sacaya, brindando una redescripción. En realidad, la primera cita de esta especie para Chile se debe a WERNER (1897).

CAPURRO, L.F. (1954): El género *Telmatobius* en Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 54(3): 31-40.

Señala la presencia en Chile de cinco especies de *Telmatobius*: *T. halli*, *T. marmoratus pustulosus*, *T. peruvianus*, *T. montanus* y *T. laevis*. Las dos últimas pertenecen al género *Alsodes*. Redescribe las tres primeras, brinda una clave para las cinco y señala que los ejemplares atribuidos a *T. halli* muestran diferencias con lo descrito por NOBLE (1938). La atribución subespecífica de los *T. marmoratus* chilenos no fue seguida por autores posteriores.

CAPURRO, L.F. (1955): *Telmatobius halli edentatus*. Nueva subespecie para la fauna anfibia de Chile. *Investigaciones Zoológicas Chilenas*, 2(9-10): 150-152.

Descripción original de *Telmatobius halli edentatus*, hoy en la sinonimia de *Bufo spinulosus spinulosus* (véase CEI, 1962).

CAPURRO, L.F. (1958): Lista preliminar de los anfibios de Chile y breves apuntes sobre su distribución y biología. *Investigaciones Zoológicas Chilenas*, 4: 289-299.

Lista de los anfibios chilenos en la que se

describen 25 especies. Incluye *Telmatobius peruvianus*, *T. marmoratus* y *T. halli*.

CARPINE, C. (1986): Catalogue des vertébrés des collections du Musée oceanographique de Monaco. 1. Amphibiens, reptiles, oiseaux et mammifères. *Bulletin de l'Institut Océanographique de Monaco*, 73(1436): 1-73.

Señala la presencia de *Telmatobius culeus* en las colecciones del Museo.

CEI, J.M. (1949): Sobre la biología sexual de un batracio de grande altura de la región andina (*Telmatobius schreiteri* Vellard). *Acta Zoologica Lilloana*, 7: 467-488.

Describe la existencia de ciclos gametogénicos continuos en *Telmatobius schreiteri* (= *T. laticeps*).

CEI, J.M. (1953): Recienti ricerche e anticipazioni sulla biologia degli amphibi dell'Argentina. *Archivio Zoologico Italiano*, 38: 507-534 + 3 pl.

En relación a *Telmatobius* contiene breves comentarios sobre la distribución, ciclos sexuales, el factor de enanismo y cariotipo.

CEI, J.M. (1956): Nueva lista sistemática de los batracios de Argentina y breves notas sobre su biología y ecología. *Investigaciones Zoológicas Chilenas*, 3: 35-68.

Cita 84 taxones de anfibios para Argentina, con comentarios sobre su biología y ecología. Incluye a *Telmatobius hauthali hauthali*, *T. hauthali schreiteri* (véase LAURENT, 1977) y *T. oxycephalus*.

CEI, J.M. (1959): Hallazgos herpetológicos y ampliación de la distribución geográfica de las especies argentinas. *Actas y Trabajos del Ier Congreso Sudamericano de Zoología, La Plata*, 1: 209-210.

Describe la presencia de un *Telmatobius* del grupo *marmoratus* en el nordeste de Abra Pampa, Jujuy, Argentina.

CEI, J.M. (1960): La Batracofauna Chilena: muestra de procesos evolutivos. *Actas y Trabajos del Ier Congreso Sudamericano de Zoología, La Plata*, 4, secc. IX: 183-187.

Incluye una breve consideración sobre *Telmatobius*, remitiendo a los trabajos de CAPURRO (1950) y VELLARD (1951, 1953, 1954b, 1955b).

CEI, J.M. (1962): *Batracios de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile, cviii + 128 pp.

El capítulo dedicado a *Telmatobius* incluye bibliografía, localidad tipo, distribución, diagnosis y redescripciones de adultos y larvas para *T. peruvianus* y *T. halli*. *T. montanus* y *T. laevis*, hoy son considerados *Alsodes*. *T. halli edentatus* es sinónimo de *Bufo spinulosus spinulosus* (véase CAPURRO, 1950). Las citas para Chile de *T. marmoratus* (CAPURRO, 1953, 1954, 1958) son desestimadas y la especie es incluida en las sinonimias de *T. montanus* y *T. laevis*. En el mapa 5 se mantiene el nombre *T. marmoratus*.

CEI, J.M. (1965): Ciclos gametogénicos contínuos y discontínuos en anuros neotropicales. *Publicaciones Ocasionales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional de Cuyo*, 5: 1-8.

Análisis comparativo de los ciclos sexuales de algunos anuros neotropicales, incluyendo a *Telmatobius schreiteri* (= *T. laticeps*). Para esta especie se describe un ciclo sexual continuo. Véase CEI (1949).

CEI, J.M. (1968): Distribution et specialization des batraciens sudaméricains. *Biologie de l'Amerique Australe,* IV: 199-214.

Breve comentario sobre la distribución geográfica y probable origen y relaciones filogenéticas de *Telmatobius*.

CEI, J.M. (1969): Niveles actuales de aproximación de la sistemática no morfológica. *Acta Zoologica Lilloana*, 24: 293-307.

Comentarios sobre los estudios serológicos llevados a cabo en diferentes grupos de anuros, incluyendo *Telmatobius*.

CEI, J.M. (1970): La posición filética de los Telmatobiinae, su discusión reciente y significado crítico de algunos inmunotests. *Acta Zoologica Lilloana*, 27: 181-192.

Estudio serológico de algunos leptodactítidos. El único *Telmatobius* incluido es *T. hauthali schreiteri* (= *T. laticeps*). *Somuncuria somuncurensis* y *Atelognathus reverberii* están incluidos aún en *Telmatobius*.

CEI, J.M. (1977): A new species of *Telmatobius* from the northern mountains of San Juan, Argentina (Anura: Leptodactylidae). *Journal of Herpetology*, 11(3): 359-361.

Descripción original de *Telmatobius contrerasi*, de Cerro Madrid, Valle de Gualcamayo, San Juan, Argentina.

CEI, J.M. (1980): Amphibians of Argentina. *Monitore Zoologico Italiano (Nuova Serie), Monografía*, 2: 1-609.

Los verdaderos *Telmatobius* están incluidos en el "grupo andino" y son: *T. atacamensis*, *T. marmoratus*, señalando que probablemente se trate de una nueva subespecie (véase CEI, 1959; GALLARDO, 1962), *T. oxycephalus*, *T. barrioi*, *T. hauthali*, *T. schreiteri*, *T. ceiorum*, *T. stephani* y *T. contrerasi*. El apéndice 1 incluye las modificaciones introducidas por LAURENT (1977), y el apéndice 11 los cambios a nivel genérico introducidos por LYNCH (1978). Cada taxón es redescrito y acompañado por al menos una figura y un mapa de distribución. Existe también una clave bilingüe, de utilidad limitada.

CEI, J.M. (1986): Speciation and adaptive radiation in andean *Telmatobius* frogs. Pp. 374–386, *in*: Vuilleumier, F. & Monasterio, M. (eds.), *High Altitude Tropical Biology*. Oxford University Press, New York.

Los temas principales incluyen el origen de *Telmatobius*, su primera dispersión andina y la especiación y radiación adaptativa en las tierras altas de Perú, Bolivia, NW de Argentina y vertiente pacífica de los Andes.

CEI, J.M. (1987): Additional notes to "Amphibians of Argentina": an update, 1980-1986. *Monitore Zoologico Italiano*, 21: 209-272.

Actualiza la información de "Amphibians of Argentina" (CEI, 1980). Las especies de *Telmatobius* incluidas son: *T. atacamensis*, *T. ceiorum*, *T. contrerasi*, *T. hauthali*, *T. laticeps*, *T. marmoratus*, *T. oxycephalus*, *T. schreiteri*, *T. scrocchii* y *T. stephani*.

CEI, J.M. & CASTRO, L.P. (1978): Atlas de los vertebrados inferiores de la región de Cuyo. *Publicaciones Ocasionales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional de Cuyo, Serie Científica,* 2: 1-38.

Describe a *Telmatobius contrerasi* como la única especie del género que habita en la región de Cuyo, Argentina. Véase CEI (1977).

CEI, J.M., BERTINI, F. & GALLOPIN, G.C. (1963): La relation albumine-globuline chez les batraciens sudaméricains. *Comptes Rendus de Séances de la Société de Biologie, Paris,* 157: 1807-1808.

Resumen que incluye una breve consideración sobre la relación entre las globulinas séricas y albúminas en *Telmatobius*.

CEKALOVIC K.T. & ARTIGAS, J.N. (1981): Catálogo de los tipos depositados en las colecciones del Departamento de Zoología de la Universidad de Concepción, Chile. *Boletín de la Sociedad Biológica de Concepción*, 52: 203-224.

Señalan la presencia de un paratipo de *Telmatobius barrioi* (hoy en la sinonimia de *T. oxycephalus*) en la colección del Museo.

COCHRAN, D.M. (1955): Frogs of Southeastern

Brazil. *Bulletin of the United States National Museum*, 206: 1-423 + 34 pl.

Señala que el género *Cophaeus* fue establecido para *Telmatobius* en el sentido de Boulenger, no de Wiegmann.

COLOMA, L. (1991): Anfibios del Ecuador: lista de especies, ubicación altitudinal y referencias bibliográficas. *Reportes Técnicos, Ecociencia*, 2: 1-46.

Cita tres especies del género *Telmatobius* en Ecuador: *T. cirrhacelis*, *T. niger* y *T. vellardi*.

COMBES, C. & LAURENT, R.F. (1978): Deux nouveau Polystomatidae (Monogenea) de République Argentine. *Acta Zoologica Lilloana*, 33(1): 85-91.

Describen *Polystoma praecox* (Trematoda, Monogenea) como parásito de *Telmatobius oxycephalus*.

COMBES, C. & LAURENT, R.F. (1979): Les monogenes Polystomatidae de République Argentine: description de deux nouvelles espèces et essai de synthèse. *Revista Ibérica de Parasitología*, 79: 545-557.

Es una síntesis de los Polystomatidae (Trematoda, Monogenea) argentinos, incluyendo los taxones descritos por los mismos autores en su trabajo de 1978.

COPE, E.D. (1865): Sketch on the primary groups of Batrachia Salientia. *Natural History Review N.S.,* V(XVII): 97-120.

Incluye a *Telmatobius* en la familia Scaphiopodidae, junto con *Chiroleptes* (= *Cyclorana*), *Scaphiopus*, *Pelobates*, *Pelodytes*, *Helioporus* (= *Heleioporus*?) e *Hyperolia* (*Uperolia*).

COPE, E.D. (1874): On some Batrachians and Nematognathi brought from the Upper Amazon by Prof. Orton. *Proceedings of the Academy of Natural Science of Philadelphia,* 26: 120-136.

Descripción original fide *Cyclorhamphus* [*sic*] *aemaricus*, hoy en la sinonimia de *Telmatobius marmoratus*. Véase comentarios en BOULENGER (1882) y PARKER (1940).

COPE, E.D. (1877): Synopsis of the cold blooded Vertebrata, procured by Prof. James Orton during his exploration of Peru in 1876-77. *Proceedings of the American Philosophical Society,* XVII(100): 33-49.

Descripción original de *Cyclorhamphus* [*sic*] *angustipes* y *Cyclorhamphus* [*sic*] *pustulosus*; redescribe *C. aemaricus* de Yura y Cuzco. Véase comentarios en BOULENGER (1882), PARKER (1940) y VELLARD (1953).

COPE, E.D. (1889): The Batrachia of North America. *Bulletin of the United States National Museum*, 34: 1-525.

Establece el género *Cophaeus* para "*Telmatobius* Boulenger, not Wiegman". Véase comentarios en BARBOUR & NOBLE (1920).

CÓRDOVA, J.H. & DESCAILLEAUX, J. (2005): El análisis cladístico preliminar de los cariotipos de cinco especies de *Telmatobius* y dos de *Batrachophrynus* no apoya su separación genérica. Pp. 187-217, *in*: este volumen.

Tras un exhaustivo análisis cariotípico proponen una hipótesis filogenética según la cual las especies analizadas de *Telmatobius* (*T. arequipensis, T. carrillae*, *T. jelskii*, *T. marmoratus* y *T. rimac*) y las dos reconocidas actualmente en *Batrachophrynus* (*B. brachydactylus* y *B. macrostomus*) forman una unidad monofilética que no justifica el reconocimiento de ambos géneros como entidades separadas.

CÓRDOVA, J.H., DESCAILLEAUX, J. & MANYA, W. (1987): Descripción del cariotipo de *Telmatobius arequipensis* (Anura: Leptodactylidae) y relaciones citogenéticas con otras especies del género. *Revista Latinoamericana de Genética*, 1(1): 44-53.

Describe para *T. arequipensis* 2n = 26 y una constricción secundaria en el par 6. Ambos caracteres son compartidos por *T. halli, T. marmoratus* y *T. peruvianus* pero no por *Alsodes montanus* (allí considerado como *Telmatobius*), que presenta la constricción en el par 7.

CUEVAS, C.C. & FORMAS, J.R. (2002): *Telmatobius philippii*, una nueva especie de rana acuática de Ollague, norte de Chile (Leptodactylidae). *Revista Chilena de Historia Natural*, 75(1): 245-258.

Descripción original de *Telmatobius philippii*, de las proximidades de Ollagüe, II Región, en el norte de Chile. El nuevo taxón se compara con diversas especies del género.

CHEBEZ, J.C. (1994): *Los que se Van. Especies Argentinas en Peligro*. Ed. Albatros, Buenos Aires, 604 pp.

Entre las especies amenazadas de vertebrados argentinos incluye a *Telmatobius atacamensis*, *T. ceiorum*, *T. contrerasi*, *T. hauthali*, *T. laticeps*, *T. marmoratus*, *T. oxycephalus*, *T. scrocchii*, *T. stephani* y *T. schreiteri*.

DASZAK, P., BERGER, L., CUNNINGHAM, A.A., HYATT, A.D., GREEN, D.E. & SPEARE, R. (1999): Emerging infectious diseases and amphibian population declines. *Emerging Infectious Diseases*, 5(6): 735-748.

Analizan el impacto causado por quitridios y ranavirus en poblaciones de anfibios de todo el mundo, señalando la infección fúngica en *Telmatobius niger* en Ecuador.

DEJOUX, C. (1994a): El Lago Titicaca. *Mundo Científico*, 146: 424-432.

Menciona la existencia de 17 formas de batracios catalogadas para el lago Titicaca, pertenecientes a un solo género (*Telmatobius*), que derivan esencialmente de un solo tronco (*marmoratus*). Presenta una excelente fotografía de *T. culeus*.

DEJOUX, C. (1994b): Le Lac Titicaca. *La Recherche*, 263: 276-284.

Versión francesa de DEJOUX (1994a).

DE LA RIVA, I. (1990): Lista preliminar comentada de los anfibios de Bolivia con datos sobre su distribución. *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino*, 8(1): 261-319.

Incluye a *Telmatobius albiventris*, *T. culeus*, *T. marmoratus* y *T. simonsi*, y considera a *T. verrucosus* como un taxón de estatus y validez dudosos.

DE LA RIVA, I. (1994a): A new aquatic frog of the genus *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) from Bolivian cloud forests. *Herpetologica*, 50(1): 38-45.

Descripción original de *Telmatobius yuracare* de la cordillera oriental de Bolivia.

DE LA RIVA, I. (1994b): Description of a new species of *Telmatobius* from Bolivia (Amphibia: Anura: Leptodactylidae). *Graellsia*, 50: 161-164.

Descripción original de *Telmatobius edaphonastes* de La Siberia, Cochabamba, Bolivia.

DE LA RIVA, I. (2002): Rediscovery and taxonomic status of *Telmatobius marmoratus gigas* Vellard, 1969 “1968” (Anura: Leptodactylidae). *Herpetologica*, 58(2): 220-228.

Designa neotipo, redescribe el taxón, describe la larva y da rango específico a *Telmatobius gigas* (previamente *T. marmoratus gigas*).

DE LA RIVA, I. (2005): Bolivian frogs of the genus *Telmatobius*: synopsis, taxonomic comments, and description of a new species. Pp. 65-101, *in*: este volumen.

Minucioso análisis del género *Telmatobius* en Bolivia. Incluye la descripción original de *T. espadai.* Cita por primera vez para el país a *T. sanborni,* previamente incluido en la sinonimia de *T. marmoratus.* Da formalmente rango específico a *T. bolivianus* y a *T. hintoni.* Sinonimiza *T. ifornoi* con *T. bolivianus, T. jahuira* con *T. hintoni* y *Batrachophrynus*

brevipalmatus con *T. marmoratus*. Brinda una diagnosis e información sobre biología, larvas, ecología y distribución de *Telmatobius bolivianus, T. culeus, T. edaphonastes, T. espadai, T. gigas, T. hintoni, T. huayra, T. marmoratus, T. sanborni, T. sibiricus, T. simonsi, T. verrucosus, T. yuracare,* y de una especie en descripción de Llanacachi, Provincia Franz Tamayo, La Paz. Presenta una clave para estos taxones.

DE LA RIVA, I. & HARVEY, M.B. (2003): A new species of *Telmatobius* from Bolivia and a redescription of *T. simonsi* Parker, 1940 (Amphibia: Anura: Leptodactylidae). *Herpetologica,* 59(1): 127-142.

Descripción original de *Telmatobius sibiricus* del río Chua Cocha, Serranía Siberia, en la Provincia Carrasco del Departamento Cochabamba, y redescripción del holotipo y los paratipos de *T. simonsi*.

DE LA RIVA, I., KÖHLER, J., LÖTTERS, S. & REICHLE, S. (2000): Ten years of research on Bolivian amphibians: updated checklist, distribution, taxonomic problems, literature and iconography. *Revista Española de Herpetología*, 14: 19-164.

Actualización profusamente ilustrada de la batracofauna boliviana. Cada taxón incluye información sobre distribución y literatura clave, más comentarios cuando son pertinentes. Incluye las siguientes especies de *Telmatobius*: *T. bolivianus, T. culeus, T. edaphonastes, T. huayra, T. ifornoi, T. jahuira, T. marmoratus, T. simonsi, T. verrucosus* y *T. yuracare.*

DE LA RIVA, I., APARICIO, J. & RÍOS, J.N. (2005): New species of *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) from humid paramo of Perú and Bolivia. *Journal of Herpetology*, 39(3): 409-416.

DE MACEDO, H. (1960): Vergleichende Untersuchungen an Arten der Gattung *Telmatobius* (Amphibia: Anura). *Zeitschrift fur Wissenschaftliche Zoologie*, 163(3/4): 355-396.

Incluye datos de distribución, hábitats y hábitos de *Telmatobius* (basada principalmente en los trabajos de Vellard), además de comentarios taxonómicos y estudios detallados sobre *Telmatobius marmoratus marmoratus* y *T. culeus culeus*, especialmente relacionados con la piel, epitelio bucofaríngeo y estructura de los pulmones. Cita al género *Batrachophrynus* para Bolivia, sobre la base de *B. brevipalmatus* (en la sinonimia de *T. marmoratus, fide* DE LA RIVA, 2005).

DE OLIVEIRA, C., ZANETONI, C. & ZIERI, R. (2002): Morphological observations on the testes of *Physalaemus cuvieri* (Amphibia, Anura). *Revista Chilena de Anatomía,* 20(3): 263-268.

Utilizan como elemento de comparación y discusión, las características de *Telmatobius laticeps* y *T. pisanoi* (véase MONTERO & PISANÓ, 1990).

DÍAZ, N.F. (1981): Aspectos comparativos de la lactato-deshidrogenasa de cristalinos aplicados a la sistemática de los anfibios chilenos. *Medio Ambiente*, 5(1-2): 39-44.

Estudio electroforético de las lactato-deshidrogenasas del cristalino de 26 especies de anuros chilenos, incluyendo *Telmatobius halli*, *T. peruvianus*, *T. pefauri* y *T. marmoratus*.

DÍAZ, N.F. (1982): Estrategia reproductiva de *Telmatobius marmoratus* (Anura: Leptodactylidae) del altiplano chileno. Pp. 317–327, *in*: Veloso, A. & Bustos, E. (eds.), *El Hombre y los Ecosistemas de Montaña. Vol I. La vegetación y los Vertebrados Inferiores de los Pisos Altitudinales entre Arica y el Lago Chungará*. MAB 6-UNEP-UNESCO, Santiago de Chile.

Caracterización del hábitat y análisis del ciclo

gametogénico anual de dos poblaciones de *Telmatobius marmoratus* (Parinacota y Lago Chungara, Arica, Chile).

DÍAZ, N.F. (1989): Phenetic and phylogenetic relationships of the Chilean *Alsodes* and *Telmatobius* (Amphibia: Leptodactylidae) and proposal of a new genus. *Studies in Neotropical Fauna and Environment*, 24(1): 25-33.

Basado en el análisis comparativo entre *Telmatobius peruvianus*, *T. marmoratus* y *T. halli*, *Alsodes montanus*, *A. monticola*, *A. nodosus*, *A. pehuenche* y *A. tumultuosus*, se reconoce un nuevo género, *Telmalsodes*, integrado por *Telmalsodes montanus* y *T. pehuenche*. Véase comentarios en WIENS (1993) y LAVILLA (1994b).

DÍAZ, N.F. & VALENCIA, J. (1985): Larval morphology and phenetic relationships of the chilean *Alsodes*, *Telmatobius*, *Caudiverbera* and *Insuetophrynus* (Anura: Leptodactylidae). *Copeia*, 1985(1): 175-181.

Caracterización morfológica y morfométrica de las larvas de *T. halli*, *T. marmoratus*, *T. pefauri* y *T. peruvianus*.

DÍAZ, N.F. & VELOSO, A. (1979): Sistemática y evolución de los anfibios de Chile. *Archivos Chilenos de Biología y Medicina Experimental,* 12: 59-70.

Análisis taxonómico de los anfibios chilenos basado principalmente en evidencias citogenéticas y moleculares. Incluye a *T. peruvianus*, *T. halli*, *T. marmoratus* y *T. pefauri*.

DÍAZ-PÁEZ, H. & ORTIZ, J.C. (2003): Evaluación del estado de conservación de los anfibios en Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 76: 509-525.

Ubican en categorías de protección a la batracofauna chilena. Consideran "fuera de peligro" a *Telmatobius marmoratus* y *T. peruvianus*; "raras" a *T. pefauri, T. halli* y *T. zapahuirensis* e "insuficientemente conocidas" a *T. dankoi, T. fronteriensis* y *T. philippii.*

DÍAZ Y GÓMEZ, E. (1965): La respiración cutánea en un anuro del altiplano andino (*Telmatobius culi escomeli* Angel) (sic). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Biología),* 63: 265-269.

Comentarios generales sobre la biología, caracterización del hábitat y sistemática de *Telmatobius culeus escomeli*.

DOAN, T.M. (2003): A south-to-north biogeographic hypothesis for Andean speciation: evidence from the lizard genus *Proctoporus* (Reptilia, Gymnophthalmidae). *Journal of Biogeography*, 30: 361-374.

Proponen un modelo de especiación de las lagartijas andinas del género *Proctoporus* que sería aplicable a anfibios de los géneros *Telmatobius, Gastrotheca* y *Phrynopus.*

DONOSO BARROS, R. (1970): Catálogo herpetológico chileno. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile*, 31: 49-124.

Catálogo de los anfibios y reptiles chilenos en el que se incluyen *Telmatobius halli* y *T. peruvianus*. *Alsodes laevis* y *A. montanus* son consideradas como *Telmatobius*.

DUBOIS, A. (1984): La nomenclature supragénérique des amphibiens anoures. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, N.S., serie A. Zoologie*, 131: 1-64.

Análisis de la nomenclatura supragenérica de anuros. *Telmatobius* es el género tipo de Telmatobiinae Fitzinger, 1843.

DUELLMAN, W.E. (1979): The herpetofauna of the Andes: patterns of distribution, origin, differentiation and present communities. Pp. 371-459, *in*: Duellman, W.E. (ed.), *The South American Herpetofauna: Its*

Origin, Evolution and Dispersal. Museum of Natural History, University of Kansas, Lawrence, Kansas.

Analiza el origen y los patrones de distribución de la herpetofauna de los Andes, en las que incluye *Telmatobius*.

DUELLMAN, W.E. (1999): Distribution patterns of amphibians in South America. Pp. 255-328, *in*: Duellman, W.E. (ed.), *Patterns of Distribution of Amphibians. A Global Perspective.* Johns Hopkins University Press, Baltimore.

Reconoce a *Telmatobius albiventris, T. arequipensis, T. atacamensis, T. atahualpai, T. brevipes, T. brevirostris, T. carrillae, T. ceiorum, Telmatohius cirrhacelis, T. colanensis, T. contrerasi, T. crawfordi, T. culeus, T. degener, T. edaphonastes, T. halli, T. hauthali, T. hockingi, T. hypselocephalus, T. ignavus, T. intermedius, T. jahuira, T. jelskii, T. laticeps, T. latirostris, T. marmoratus, T. mayoloi, T. necopinus, T. niger, T. oxycephalus, T. pefauri, T. peruvianus, T. pinguiculus, T. platycephalus, T. rimac, T. schreiteri, T. scrocchii, T. simonsi, T. stephani, T. thompsoni, T. truebae, T. vellardi, T. verrucosus, T. yuracare* y *T. zapahuirensis* como elementos característicos de los Andes del Sur.

DUELLMAN, W.E. & TRUEB, L. (1986): *Biology of Amphibians*. Mc Graw Hill Book Co., Nueva York, 670 pp.

Contiene información dispersa sobre *Telmatobius*, incluyendo el canto de reproducción (p. 105), estructura del oído (p. 313), hábitat (p. 529), hábitos larvales (p. 163), sangre (pp. 220, 222) y estructura del tegumento.

DUELLMAN, W.E. & WILD, E.R. (1993): Anuran amphibians from the Cordillera de Huancabamba, northern Perú: systematics, ecology and biogeography. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 157: 1-53.

Referencias sobre distribución geográfica y ecológica y modo de reproducción de *Telmatobius ignavus*, descrito en diferentes puntos de ambas vertientes de la Cordillera de Huancabamba en altitudes entre 2320 y 3080 m.

DUMÉRIL, A.M.C. & BIBRON, G. (1841): *Erpetologie Generale ou Histoire Naturelle Compléte des Reptiles, Vol. VIII*. Roret, Paris, 784 pp.

Descripción original de *Cyclorhamphus* [*sic*] *marmoratus*. Para la identificación de los tipos portadores de nombre véase GUIBÉ (1950 “1948”).

ERGUETA, P. (1991): Los anfibios. Pp. 453-468, *in*: Forno, E. & Baudoin, M. (eds.), *Historia Natural de un Valle de los Andes*: *La Paz*. Instituto de Ecología, UMSA, La Paz.

Contiene informacion sobre la biología de las cinco especies de anuros del Valle de La Paz. Señala que *Telmatobius marmoratus marmoratus* vive en partes más altas (entre 3800-4800 m), en tanto que *T. m. rugosus* alcanza solamente los 4100 m.

ERGUETA SANDOVAL, P. (1993): Aspectos de la biología y ecología de *Phrynopus laplacai* (Anura: Leptodactylidae) en un bosque nublado de altura de Yungas (La Paz, Bolivia). *Ecología en Bolivia*, 21: 19-29.

Menciona a *Telmatobius jahuira* como integrante de la taxocenosis de anuros de la ceja de montaña de Pongo, Unduavi y Cotapata. *T. jahuira* aquí es un *nomen nudum*, dado que el nombre fue establecido recientemente por LAVILLA & ERGUETA (1995a).

ERGUETA S., P. & HARVEY, M. (1996): Anfibios. Pp. 67–72, *in*: Ergueta S., P. & de Morales, C. (eds.), *Libro Rojo de los Vertebrados de Bolivia*. Centro de Datos para la Conservación-Bolivia, La Paz.

Telmatobius albiventris (hoy en la sinonimia de *T. culeus*) es considerada especie En Peligro (E), debido a su escasez y a la contaminación de su hábitat. *T. culeus* es considerada especie Vulnerable (VU) debido al uso que se hace de esta especie y a la contaminación creciente del lago Titicaca.

ERGUETA S., P. & MORALES, C. DE (1996): *Libro Rojo de los Vertebrados de Bolivia*. Centro de Datos para la Conservación-Bolivia, La Paz, 347 pp.

Indican en un apéndice que *Telmatobius edaphonastes*, *T. huayra*, *T. verrucosus* y *T. yuracare* son endemismos restringidos de Bolivia.

ERGUETA S., P. & SARMIENTO T. J. (1992): Fauna silvestre de Bolivia: diversidad y conservación. Pp. 113-163, *in*: Marconi, M. (ed.), *Conservación de la Diversidad Biológica en Bolivia*. CDC- Bolivia & USAID-Bolivia, La Paz.

Menciona a *Telmatobius simonsi* entre los endemismos bolivianos, y a *T. culeus* como habitante típico de lagos en la región andina.

ESCOMEL, E. (1929): *Fauna de Arequipa. Clase de los Batracianos*. Obras Científicas, Lima, 376 pp.

Describe la existencia de "*Telmatobius Gebski* de Peters" [*sic*] (*Telmatobius jelskii*?), de la región de Arequipa, Perú. También incluye a *Telmatobius escomeli*, pero este taxón proviene del lago Titicaca.

FABREZI, M. (2001): A survey of prepollex and prehallux variation in anuran limbs. *Zoological Journal of the Linnaean Society*, 131: 227-248.

Caracteriza prepollex y prehallux de *Telmatobius schreiteri* (basado en ANDERSEN, 1978) y *T. yuracare* (basado en DE LA RIVA, 1994a).

FABREZI, M. & BARG, M. (2001): Patterns of carpal development among anuran amphibians. *Journal of Morphology*, 249: 210-220.

Caracteriza el desarrollo de los elementos del carpo de *Telmatobius* cf. *marmoratus.*

FERNÁNDEZ, K. (1926): Sobre la biología y reproducción de batracios argentinos. Segunda parte. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 29: 271-320.

Sinonimiza *Telmatobius hauthali* Koslowsky con *T. aemaricus* Cope, sobre la base de ejemplares provenientes de Río San Juan, Valle Cueva, Iturbe, Pucapampa y Yoscaba (Jujuy, Argentina), y de Valle Calchaqui y Famabalasto (Catamarca, Argentina) (para su estatus actual, véase LAURENT & LAVILLA, 1986). Contiene descripciones de larvas y adultos, pero al estar basadas en una muestra heterogénea y sin identificación de material no es posible asignarlas a ningún nombre válido.

FITZINGER, L.J.F.J. (1843): *Systema Reptilium. Fasciculos Primus. Amblyglossae*. Braumuller und Seidel, Viena, 106 pp.

Considera a *Telmatobius* como el género tipo de la familia Telmatobii, en Sectio II, Hydrolaetare. Véase BURGER (1954) y DUBOIS (1984).

FONTÚRBEL, F., GARCÍA, G., BRUN, N., FERRUFINO, M. & ROCHA, R. (2003): Propuesta de producción sostenible de *Telmatobius culeus* (Anura: Leptodactylidae) en el lago Titikaka, mediante la implementación conjunta de un sistema de control de calidad ambiental. Pp. 19-52, *in*: Fontúrbel, F. & García, G. (eds.), *Propuestas para un Desarrollo Sostenible: Lago Titikaka por Estrategas K*. Publicaciones Integrales, La Paz.

No consultado.

FORMAS, J.R. (1995): Anfibios. Pp. 314-325, *in*: Simonetti, J., Arroyo, M.T.K., Spotorno, A. & Lozada, E. (eds.), *Biodiversidad Biológica de Chile*. Conicyt, Santiago de Chile.

Describe la existencia de 43 especies de anfibios (14 géneros y 4 familias) en Chile, señalando que el 76.7% de ellas son endémicas. Las cinco especies de *Telmatobius* consideradas son *T. halli, T. marmoratus, T. pefauri, T. peruvianus* y *T. zapahuirensis*.

FORMAS, J.R., NORTHLAND, I. CAPETILLO, J. NUÑEZ, J.J., CUEVAS, C. & BRIEVA, L. (1999): *Telmatobius dankoi,* una nueva especie de rana acuática del norte de Chile (Leptodactylidae). *Revista Chilena de Historia Natural,* 72: 427-445.

Descripción original de *Telmatobius dankoi* de Las Cascadas, El Loa, Antofagasta, Chile.

FORMAS, J.R., NÚÑEZ, J.J. & BRIEVA, L.M. (2001): Osteología, taxonomía y relaciones filogenéticas de las ranas del género *Telmatobufo. Revista Chilena de Historia Natural,* 74: 365-387.

En el contexto de un análisis filogenético de *Telmatobufo* presentan la secuencia de un segmento de 334 pares de bases de 12S mtADN de *Telmatobius dankoi*.

FORMAS, J.R., BENAVIDES, E. & CUEVAS, C. (2003): A new species of *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) from Río Vilama, northern Chile, and the redescription of *T. halli* Noble. *Herpetologica,* 59(2): 253-270.

Descripción original de *Telmatobius vilamensis* del río Vilama, en las proximidades de Santiago de Atacama, Chile. Algunas citas anteriores de *Telmatobius halli*, que se redescribe en este trabajo, pertenecen a la nueva especie. Se realizan comparaciones y se presenta una clave para los adultos de las especies chilenas del género registradas hasta el momento (*T. dankoi, T. fronteriensis, T. halli, T. marmoratus, T. pefauri, T. peruvianus, T. philippii, T. vilamensis* y *T. zapahuirensis*).

FORMAS, J.R., VELOSO, A. & ORTIZ, J.C. (2005): Sinopsis de los *Telmatobius* de Chile. Pp. 103-114, *in*: este volumen.

Sintetizan la información disponible sobre el género *Telmatobius* en Chile, centrándose en aspectos relacionados con la taxonomía, distribución, ecología, reproducción, cromosomas, fisiología bioquímica, genética y conservación. Las especies consideradas son *Telmatobius dankoi, T. fronteriensis, T. halli, T. marmoratus, T. pefauri, T. peruvianus, T. philippii, T. vilamensis* y *T. zapahuirensis.*

FREIBERG, M.A. (1942): Enumeración sistemática y distribución geográfica de los batracios argentinos. *Physis (Buenos Aires)*, 19: 219-240.

Incluye a *Telmatobius hauthali* Koslowsky, sin más comentarios, lo que lleva a pensar que el trabajo de FERNÁNDEZ (1926) fue pasado por alto.

FRITZSCH, B., DREWES, R.C. & RUIBAL, R. (1987): The retention of the lateral line nucleus in adult anurans. *Copeia*, 1987(1): 127-135.

Identificaron la presencia de pequeños núcleos de la línea lateral (aunque no sus nervios) en adultos de un *Telmatobius* de Perú, erróneamente identificado como *Telmatobius hauthali schreiteri* (éste es sinónimo de *T. laticeps*, endemismo del Valle de Tafí, Tucumán, Argentina).

FROST, D.R. (1985): *Amphibian Species of the World. A Taxonomic and Geographical Reference.* Allen Press and Association of Systematics Collections, Lawrence, Kansas, USA, 732 pp.

Lista (a nivel específico) que incluye identificación de tipos portadores de nombre, localidad tipo, distribución y comentarios. Incluye las siguientes especies de *Telmatobius*: *T. albiventris*, *T. arequipensis*, *T. atacamensis*, *T. brevipes*, *T. brevirostris*, *T. ceiorum*, *T. cirrhacelis*, *T. contrerasi*, *T. crawfordi*, *T. culeus*, *T. halli*, *T. hauthali*, *T. ignavus*, *T. intermedius*, *T. jelskii*, *T. juninensis* (hoy en *Phrynopus*), *T. laticeps*, *T. latirostris*, *T. marmoratus*, *T. niger*, *T. oxycephalus*, *T. pefauri*, *T. peruvianus*, *T. rimac*, *T. schreiteri*, *T. simonsi*, *T. stephani*, *T. vellardi*, *T.*

verrucosus y *T. zapahuirensis*. Cita al género *Batrachophrynus* para Bolivia, sobre la base de *B. brevipalmatus* (en la sinonimia de *T. marmoratus, fide* De la Riva, 2005).

Frost, D.R. (2004): *Amphibian Species of the World: An Online Reference. Version 3.0.* American Museum of Natural History, New York, USA. <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>

Base de datos con información sobre tipos portadores de nombre, localidad tipo, sinonimias, distribución y comentarios sobre a los taxones contenidos en el género *Telmatobius* (*T. arequipensis, T. atacamensis, T. atahualpai, T. brevipes, T. brevirostris, T. carillae, T. ceiorum, T. cirrhacelis, T. colanensis, T. contrerasi, T. culeus, T. dankoi, T. degener, T. edaphonastes, T. fronteriensis, T. gigas, T. halli, T. hauthali, T. hockingi, T. huayra, T. hypselocephalus, T. ifornoi, T. ignavus, T. intermedius, T. jahuira, T. jelskii, T. laticeps, T. latirostris, T. marmoratus, T. mayoloi, T. necopinus, T. niger, T. oxycephalus, T. pefauri, T. peruvianus, T. philippii, T. pinguiculus, T. pisanoi, T. platycephalus, T. rimac, T. schreiteri, T. scrocchii, T. sibiricus, T. simonsi, T. stephani, T. thompsoni, T. truebae, T. vellardi, T. vilamensis, T. yuracare* y *T. zapahuirensis*), así como aquellos que alguna vez estuvieron incluidos en este género [*Telmatobius halli edentatus* (en la sinonimia de *Bufo spinulosus*), *T. lentiginosus* (en la sinonimia de *Bufo terrestris*), *T. asper, T. brasiliensis* y *T. duseni* (estos tres hoy en el género *Cycloramphus*), *T. juninensis* (en *Phrynopus*), *T. laevis* y *T. montanus* (ambos en *Alsodes*), *T. grandisonae, T. nitoi, T. patagonicus, T. praebasalticus, T. praebasalticus agilis, T. praebasalticus dobeslawi, T. praebasalticus luisi, T. praebasalticus praebasalticus, T. reverberi*i y *T. solitarius* (todos en *Atelognathus*), y *T. somuncurensis* (en *Somuncuria*)].

Galis, F., van Alphen, J.J.M. & Metz, J.A.J. (2001): Why five fingers? Evolutionary constraints on digit numbers. *Trends in Ecology and Evolution,* 16(11): 637-646.

Señala, como caso excepcional, la presencia de cinco elementos en el prepollex y prehallux de *Telmatobius hauthali*. La información fue tomada de Lynch (1971), por lo que la especie analizada probablemente esté mal identificada y se trate de *T. laticeps*.

Gallardo, J.M. (1962): Los géneros *Telmatobius* y *Batrachophrynus* en la Argentina (Anura: Leptodactylidae). *Neotropica*, 8(26): 45-58.

Descripción original de *Telmatobius atacamensis* de San Antonio de los Cobres, Salta (Argentina). Incluye redescripciones y nuevos registros geográficos de *T. marmoratus*, *T. oxycephalus*, *T. hauthali hauthali* y *T. hauthali schreiteri*. Las muestras empleadas en las redescripciones son heterogéneas.

Gallardo, J.M. (1965): A propósito de los Leptodactylidae (Amphibia: Anura). *Papeis Avulsos Departamento de Zoología da Universidade de São Paulo*, 17(8): 77-87.

Análisis de los géneros Neotropicales de Leptodactylidae, incluyendo comentarios sobre *Telmatobius*.

Gallardo, J.M. (1970): A propósito de los Telmatobiinae (Anura: Leptodactylidae) patagónicos. *Neotropica*, 16(50): 73-85.

Algunos *Telmatobius* (*T. jelskii* y *T. hauthali*) se emplean como referencia en comparaciones con *Alsodes gargola*. Otros dos taxones considerados como *Telmatobius* fueron transferidos posteriormente a *Somuncuria* y *Atelognathus*.

Gallardo, J.M. (1973): Conservación de la fauna: vertebrados, reptiles y anfibios. *Publicaciones de Extensión Cultural y Didácticas del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia*, 20: 1-15.

Telmatobius se incluye en el grupo de taxones amenazados por su empleo como alimento humano en Bolivia; el autor señala también que se hicieron algunos intentos para producir carne enlatada con este taxón.

GALLARDO, J.M. (1987a): *Anfibios Argentinos. Guía para su Identificación*. Biblioteca Mosaico, Buenos Aires, 98 pp.

Breve caracterización de *Telmatobius hauthali*, *T. atacamensis*, *T. marmoratus*, *T. oxycephalus*, *T. barrioi*, *T. ceiorum*, *T. stephani* y *T. contrerasi*. Reconoce a *T. barrioi* como especie válida (véase LAURENT, 1977).

GALLARDO, J.M. (1987b): Anfibios argentinos. Parte 1. *Amphibia & Reptilia (Conservación),* 1(3): 60-66.

Señala la existencia de ocho especies argentinas para el género *Telmatobius*. Incluye una breve caracterización y distribución de *T. atacamensis*, *T. marmoratus*, *T. oxycephalus*, *T. barrioi*, *T. hauthali*, *T. ceiorum*, *T. stephani* y *T. contrerasi*. Como en el trabajo anterior (GALLARDO, 1987a), reconoce a *T. barrioi* como especie válida (véase LAURENT, 1977).

GALLARDO, J.M. & VARELA DE OLMEDO, E. (1992): Anfibios de la República Argentina: ecología y comportamiento. *Fauna Argentina de Agua Dulce*, 41(1): 1-116.

Breve información sobre características morfológicas, distribución y hábitos de *Telmatobius hauthali*, *T. laticeps*, *T. scrocchii*, *T. atacamensis*, *T. marmoratus*, *T. oxycephalus*, *T. barrioi*, *T. ceiorum*, *T. stephani*, *T. contrerasi*, *T. pinguiculus*, *T. platycephalus* y *T. hypselocephalus*.

GARMAN, S.W. (1875): Exploration of Lake Titicaca, by Alexander Agassiz and S.W. Garman. I-Fishes and Reptiles. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 3: 273-278 + 1 pl.

Descripción original de *Cyclorhamphus* [*sic*] *culeus*, con menciones sobre *T. marmoratus*. Contiene alguna información sobre dieta, depredadores, hábitos y hábitat de ambas especies. Existen indicios de que el trabajo habría sido publicado en 1876.

GLADE, A. (ed.) (1988): *Libro Rojo de los Vertebrados Terrestres Chilenos*. Corporación Nacional Forestal, Impresiones Comerciales S.A., Santiago, Chile, 67 pp.

Analiza el estado de conservación de los anfibios para cada el país en su conjunto y para cada Región de Chile, siguiendo las categorías de UICN entonces vigentes. *Telmatobius peruvianus* es considerado Vulnerable a nivel país, (En Peligro en I Región y R en II Región), *T. halli* es rara (tanto en el país como en la II Region), condición en la que también se encuentran *T. pefauri* y *T. zapahuirensis*. *Alsodes laevis* es considerada como *Telmatobius*.

GORHAM, S.W. (1966): Liste der rezenten Amphibien und reptilien. Ascaphidae, Leiopelmatidae, Pipidae, Discoglossidae, Pelobatidae, Leptodactylidae, Rhynophrynidae. *Das Tierreich*, 85: 1-222.

Lista (a nivel subespecífico) en la que se incluye *Telmatobius*. Contiene: *T. albiventris* (4 sbspp.), *T. arequipensis* (2), *T. atacamensis*, *T. brevipes*, *T. brevirostris* (3), *T. cinereus* (= *T. niger)*, *T. crawfordi* (2), *T. culeus* (6), *T. halli* (2), *T. hauthali* (2), *T. ignavus*, *T. intermedius*, *T. jelskii* (4), *T. latirostris*, *T. marmoratus* (8), *T. niger*, *T. oxycephalus*, *T. peruvianus*, *T. rimac* (2), *T. simonsi*, *T. vellardi* y *T. verrucosus*. Aparentemente CEI (1962) no fue considerado, dado que el autor incluye como subespecie válida a *T. halli edentatus*. Considera a *Batrachophrynus brevipalmatus* como sinónimo provisional de *B. macrostomus*, sin justificar la decisión; el taxón se incluye hoy en la sinonimia de *T. marmoratus* (véase DE LA RIVA, 2005).

GORHAM, S.W. (1974): *Check-List of World Amphibians up to January 1, 1970*. The New Brunswick Museum, St. John, Canada, 173 pp.

Es una lista nominal (a nivel subespecífico) en la que se incluye a *Telmatobius*. Contiene: *T. albiventris* (4 sbspp.), *T. arequipensis* (2), *T. atacamensis*, *T. brevipes*, *T. brevirostris* (3), *T. cinereus* (= *T. niger*), *T. crawfordi* (2), *T. culeus* (6), *T. halli* (2), *T. hauthali* (2), *T. ignavus*, *T. intermedius*, *T. jelskii* (4), *T. latirostris*, *T. marmoratus* (10), *T. niger*, *T. oxycephalus*, *T. patagonicus* (transferido posteriormente a *Atelognathus*), *T. peruvianus*, *T. rimac* (2), *T. simonsi*, *T. somuncurensis* (transferido posteriormente a *Somuncuria*) y *T. vellardi*. *Alsodes laevis, A. montanus, Atelognathus praebasalticus* y *A. reverberii* se incluyen en *Telmatobius.* Como en el trabajo anterior, la sinonimia de *T. halli edentatus* con *Bufo spinulosus spinulosus* (realizada por CEI, 1962) no fue considerada. Considera a *Batrachophrynus brevipalmatus* como sinónimo provisional de *B. macrostomus*, sin justificar la decisión; el taxón se incluye hoy en la sinonimia de *T. marmoratus* (véase DE LA RIVA, 2005).

GRAY, L.A., O'REILLY, J.C. & NISHIKAWA, K.C. (1997): Evolution of forelimb movement patterns for prey manipulation in anurans. *The Journal of Experimental Zoology*, 277: 417-424.

Señalan que los miembros del género *Telmatobius,* junto a otros cinco no estrechamente relacionados filogenéticamente, manipulan sus presas por estiramiento ("prey stretching").

GUIBÉ, J. (1950 "1948"): *Catalogue des Types des Amphibiens du Museum National d'Histoire Naturelle*. Impr. Nat., Paris, 71 pp.

Incluye a *Telmatobius marmoratus* (como *Cycloramphus*) y *T. culeus escomeli* (como *T. escomeli*).

GUNTHER, A. (1858): *Catalogue of the Batrachia Salientia in the Collection of the British Museum.* Taylor & Francis, Londres, 160 pp.

Breves comentarios sobre *Telmatobius* y *T. peruvianus*.

HAAS, A. (1995): Cranial features of dendrobatid larvae (Amphibia: Anura: Dendrobatidae). *Journal of Morphology*, 224: 241-264.

Utiliza a *Telmatobius ceiorum, T. laticeps* y *T. pisanoi* como elementos de comparación en su estudio. Los incluye en el Apéndice A entre las especies cuyo condrocráneo larval ha sido estudiado.

HARDING, K.A. (1983): *Catalogue of New World Amphibians*. Pergamon Press, Oxford, 420 pp.

Lista (a nivel subespecífico) en la que se incluye a *Telmatobius*. Contiene: *T. albiventris* (4 sbspp.), *T. arequipensis* (2), *T. atacamensis*, *T. brevipes*, *T. brevirostris* (3), *T. ceiorum*, *T. cirrhacelis*, *T. contrerasi*, *T. crawfordi* (2), *T. culeus* (6), *T. halli*, *T. hauthali* (3), *T. ignavus*, *T. intermedius*, *T. jelskii* (4), *T. marmoratus*, *T. niger*, *T. oxycephalus* (2), *T. pefauri*, *T. peruvianus*, *T. rimac* (2), *T. schreiteri*, *T. simonsi*, *T. vellardi* y *T. verrucosus*. Los errores más evidentes son la no inclusión de las 10 subespecies de *T. marmoratus* reconocidas en ese momento y la consideración de *T. barrioi* como una subespecie de *T. oxycephalus*, cuando fue considerada un sinónimo por LAURENT (1977). *T. laticeps* y *T. stephani* fueron omitidas y *Phrynopus juninensis* se incluye como *Telmatobius*.

HARVEY, M.B. (1997): Reptiles and amphibians from the vicinity of El Palmar in the Andes of Chuquisaca, Bolivia. Pp. 33-36, 83-84, *in*: Schulenberg, T.S. & Awbrey, K. (eds.), *A Rapid Assessment of the Humid Forests of South Central Chuquisaca, Bolivia*. RAP Working Papers 8, Conservation International, Washington D.C., USA.

Se cita *Telmatobius simonsi* en diferentes hábitats alrededor de El Palmar, una localidad boliviana en bosque Tucumano-Boliviano, y se

discute brevemente sobre la biogeografía de la comunidad herpetológica de la zona.

HÄUPL, M. & TIEDEMANN, F. (1978): Typenkatalog der Herpetologischen Sammlung. Amphibia. *Kataloge der Wissenschaftlichen Sammlungen des Naturhistorischen Museums in Wien, Vertebrata*, 1: 1-34.

Catálogo de material tipo del Museo de Historia Natural de Viena, donde se incluyen: 1) el sintipo de *Cycloramphus culeus* Garman [= *Telmatobius culeus* (Garman, 1876)] NMW 22866; 2) el holotipo de *Telmatobius brasiliensis* Steindachner [= *Cycloramphus brasiliensis* (Steindachner, 1864)] NMW 22921; y 3), el holotipo de *Telmatobius verrucosus* Werner, 1899, NMW 22922. Según DE LA RIVA (2005), los números de colección de estos dos últimos ejemplares están intercambiados, siendo la numeración correcta *T. brasiliensis* NMW 22922 y *T. verrucosus* NMW 22921.

HÄUPL, M., TIEDEMANN, F. & GRILLITSCH, H. (1994): Katalog der Typen der Herpetologischen Sammlung nach dem Stand vom 1. Jänner 1994. Teil I: Amphibia. *Kataloge der Wissenschaftlichen Sammlungen des Naturhistorischen Museums in Wien, Vertebrata*, 9: 1-42.

Con respecto a *Telmatobius,* la información es similar a HÄUPL & TIEDEMANN (1978), incluyendo el sintipo de *Cycloramphus culeus* (NMW 22866; 2) el holotipo de *Telmatobius brasiliensis* (NMW 22921) y el holotipo de *Telmatobius verrucosus* (NMW 22922). Persisten en el error de trasposición de números, siendo la numeración correcta *T. brasiliensis* NMW 22922 y *T. verrucosus* NMW 22921 (DE LA RIVA, 2005).

HEIN, K. & SINSCH, U. (1995): Histological investigation on the skin structure of neotropical water frogs (Leptodactylidae: Telmatobiinae). *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft (Kaiserslautern),* 88.1: 161.

No consultado.

HENLE, K. (1992): Zur Amphibienfauna Perus nebst beschreibung eines neuen *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae). *Bonner Zoologische Beiträge*, 43(1): 79-129.

Incluye comentarios sobre el estatus de las subespecies de *Telmatobius arequipensis*.

HERRE, W. (1960): Zur problematik der Taxonomie der Anuren. *Zoologischer Anzeiger*, 164(7-10): 394-400.

Contiene información miológica y osteológica sobre *Telmatobius culeus*.

HERRMANN, H.-J. (1996): Skizzen zur Kulturgeschichte der Frosche. *Stapfia*, 47: 233-248.

No consultado. También citado como *Kataloge des OO. Landesmuseums Neue Folge* 107.

HERRMANN, H.-J. (1999): Tauchfrosche. *Aquaristik-Fachmagazin TI*, 145: 34-36.

Publicación destinada a acuaristas que señala brevemente las características generales de *Telmatobius*, dando algunas ideas sobre su mantenimiento en cautividad. Incluye fotografías y/o comentarios sobre *Telmatobius arequipensis, T. brevipes, T. culeus, T. hauthali* (mal identificado), *T. hockingi, T. jelskii, T. margoloi* (enmienda injustificada por *T. mayoloi*) y *T. rimac*.

HEYER, W.R. (1975): A preliminary analysis of the intergeneric relationships of the frog family Leptodactylidae. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 199: 1-55.

Analiza 37 caracteres de morfología externa, miología, histología, ciclo de vida y morfología de cromosomas. *Telmatobius* está incluido en un grupo (“Telmatobines”) con *Batrachophrynus*, *Batrachyla*, *Caudiverbera*, *Eupsophus*, *Hylorina*, *Insuetophrynus* y *Telmatobufo*.

HOFFMANN, C.K. (1873/78): Klassen und Ordnungen der Amphibien wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild. Pp. 1-726, *in*: Bronn, H.G. (ed.), *Die Klassen und Ordnungen der Thier-Reichs Wissenchaftlich dargestellt in Wort und Bild, Vol. 6*. C.F. Winter, Leipzig.

Revisión y propuesta de un arreglo suprangenérico para anuros, con claves y redescripciones de diferentes categorías y comentarios sobre distribución geográfica. *Telmatobius* está incluido en "Anura, Ser. B, Opisthoglossa, Opisthoglossa oxydactyla, Fam. Bombinatorina, Unterfam. Bombinatoridae".

HOLMGREN, N. (1933): On the origin of tetrapod limb. *Acta Zoológica*, 14: 185-295.

Incluye la descripción de la estructura carpal de *Telmatobius jelskii*.

HUTCHINSON, V.H. (1982): Physiological ecology of the telmatobiid frogs of Lake Titicaca. *National Geographic Society Research Report*, 14: 357-361.

Resumen de los trabajos de campo y laboratorio realizados sobre *Telmatobius culeus* (véase HUTCHINSON *et al*., 1976).

HUTCHINSON, V.H., HAINES, H.B. & ENGBRETSON, G. (1976): Aquatic life at high altitude: respiratory adaptations in the Lake Titicaca frog, *Telmatobius culeus*. *Respiration Physiology*, 27: 115-129.

Estudio sobre fisiología de la respiración en *Telmatobius*.

IANNACONE, J. (2003a): Helmintos parásitos de *Telmatobius jelskii* (Peters) (Anura, Leptodactylidae) de Lima, Perú. *Revista Brasileira de Zoologia,* 20(1): 131-134.

Describe la presencia de *Gorgoderina parvicava* (Digenea), *Cylindrotaenia americana* (Cestoda) y *Aplectana hylambatis* (Nematoda) en individuos de *T. jelskii* provenientes de Laguna Tucto, Provincia Oyon, Lima.

IANNACONE, J. (2003b): Helmintos parasitos de *Atelopus bomolochus* Peters 1973 (Anura: Bufonidae) de Piura, Peru. *Gayana*, 67(1): 9-15.

Señala la presencia de *Gorgoderina parvicava* (Digenea) en *Telmatobius culeus.*

IBÁÑEZ, N.H. (1998): Mención de algunos trematodos en la fauna helmintológica peruana. *Revista Peruana de Parasitología*, 13: 90-97.

Señala la presencia de *Gorgoderina parvicava* (Digenea) en *Telmatobius culeus.*

IBÁÑEZ, N. & CÓRDOVA, E. (1976): Cuatro especies nuevas de nemátodos del sur del Perú y redescripción de *Hedruris orestiae* Moniez, 1889. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 74(3-4): 231-254.

Describe *Hedruris moniezi* (Nematoda: Hedrudidae), parásito de *Telmatobius* sp. del lago Titicaca, Puno, Perú, y *Falcaustra condorcanquii* (Nematoda: Kathlaniidae), parásito de *Telmatobius peruvianus* del río Yarabamba, Arequipa, Perú.

IBISCH, P. & BÖHME, W. (1993): Zur Kenntnis der innerandinen Herpetofauna Boliviens (Provinz Arque, Departamento Cochabamba). *Herpetofauna*, 15(84): 15-26.

Incluye a *Telmatobius marmoratus* en la herpetofauna de Río Grande, Provincia Arque, Cochabamba, Bolivia.

IBISCH, P.L. & CÁCERES, C. (2003): Esfuerzos y posibilidades de conservación *ex situ* de animales. Pp. 440-441, *in*: Ibisch, P.L. & Mérida, G. (eds.), *Biodiversidad: La Riqueza de Bolivia. Estado de Conocimiento y Conservación*. Editorial F.A.N., Santa Cruz de la Sierra, Bolivia, 638 pp.

Breve referencia en la que se indica que en el Instituto de Ecología de la UNMSA están sentadas las bases técnicas para el manejo de la rana gigante del lago Titicaca (*Telmatobius culeus*).

ICOCHEA, J. (1998): Lista roja preliminar de los anfibios y reptiles amenazados del Departamento de Lima. Pp. 217-229, *in*: Cano, A. & Young, K.R. (eds.), *Los Pantanos de Villa. Biología y Conservación*. Serie de Divulgación 11, Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Perú.

No consultado.

IUCN, CONSERVATION INTERNATIONAL & NATURESERVE (2004): *Global Amphibian Assessment.* <http://www.globalamphibians.org> [Consulta: Octubre 2004].

Contiene 51 taxones del género *Telmatobius*, con las respectivas categorías y criterios de las listas rojas de UICN, mapas de distribución, comentarios y bibliografía relevante.

KLUGE, A.G. (1983): Type specimens of amphibians in the University of Michigan Museum of Zoology. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan*, 166: 68 pp.

Describe sintipos de *Cyclorhamphus* [*sic*] *culeus* y el holotipo de *Telmatobius rimac*. Incluye, además, "paratopotipos" de *Telmatobius sanborni* y de *T. walkeri*, pero ésta no es una categoría incluida entre los tipos portadores de nombre.

KÖHLER, J. (2000): Amphibian diversity in Bolivia: a study with special reference to montane forest regions. *Bonner Zoologische Monographien*, 48: 1-243.

Los taxones de *Telmatobius* considerados incluyen a *T. edaphonastes, T. sibiricus* (como *Telmatobius* sp. A), *T. simonsi* (como *T.* cf. *simonsi*) y *T. yuracare,* (véase DE LA RIVA, 2005).

KÖHLER, J., DIRKSEN, L., IBISCH, P.L., RAUER, G., RUDOLPH, D. & BÖHME, W. (1995): Zur Herpetofauna des Sehuencas-Bergregenwaldes im Carrasco-Nationalpark, Bolivien. *Herpetofauna,* 17(96): 12-25.

Cita a *Telmatobius yuracare* del bosque montano húmedo de Sehuencas, Parque Nacional Carrasco, Cochabamba, Bolivia.

KÖHLER, J., LÖTTERS, S. & REICHLE, S. (1998): Amphibian species diversity in Bolivia. Pp. 329-335, *in*: Barthlott, W. & Winger, M. (eds), *Biodiversity –A Challenge for Development Research and Policy*. Springer Verlag, Berlin, 429 pp.

Reconocen 166 especies de anfibios en Bolivia, incluyendo ocho taxones de *Telmatobius*.

KOSLOWSKY, J. (1895): Batracios y reptiles de Rioja y Catamarca recogidos durante los meses de febrero a mayo de 1895. *Revista del Museo de La Plata*, 6: 333-344.

Descripción original de *Telmatobius hauthali* del Arroyo Aguas Calientes, Catamarca, y primera descripción del género en Argentina.

KWON, A.S. & LEE, Y.H. (1995): Comparative spermatology of anurans with special references to phylogeny. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle,* 106: 321-332.

Interpretan los resultados de PISANÓ & ADLER (1968) y ubican a los espermatozoides de *T. laticeps* en el "segundo grupo" (de tres), que además incluye especies de Myobatrachidae, Bufonidae, Hylidae y Leptodactylidae. El grupo está caracterizado porque todos sus integrantes presentan el acrosoma y el perforatorium extranuclear cónicos. Señalan como elemento exclusivo de *T. laticeps* la persistencia sólo del axonema (y la ausencia de varilla axial y de membrana ondulante) en la cola.

LAURENT, R.F. (1970a): Dos nuevas especies argentinas del género *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae). *Acta Zoologica Lilloana,* 25(19): 207-226.

Descripción original de *Telmatobius ceiorum* de La Banderita, Catamarca, y de *Telmatobius barrioi* (= *T. oxycephalus*) de Calilegua, Jujuy,

Argentina, dos especies que habitan arroyos en ambientes selváticos.

LAURENT, R.F. (1970b): Contribución a la biometría de algunas especies argentinas del género *Telmatobius*. *Acta Zoologica Lilloana*, 25(21): 279-302.

Análisis biométrico de algunas poblaciones argentinas de *Telmatobius*: *T. marmoratus* sbsp., *T. atacamensis*, *T. hauthali hauthali* (= *T. scrocchii*), *T. hauthali schreiteri* (*T. laticeps* y *T. pisanoi* estaban incluidas en esta muestra), *T. ceiorum* y *T. barrioi* (= *T. oxycephalus*). Reconoce tres grupos ecogeográficos: septentrional, subandino y silvícola. Véase LAURENT (1977) y LAURENT & LAVILLA (1986).

LAURENT, R.F. (1973): Nuevos datos sobre el género *Telmatobius* en el noroeste argentino, con la descripción de una nueva especie de la Sierra del Manchao. *Acta Zoologica Lilloana*, 30: 163-187.

Descripción original de *Telmatobius stephani* de la Sierra del Manchao, Catamarca, Argentina y nueva información sobre *T. ceiorum*.

LAURENT, R.F. (1977): Contribución al conocimiento del género *Telmatobius*. 4a nota. *Acta Zoologica Lilloana,* 32(10): 189-206 + 5 pl.

Descripción original de *Telmatobius laticeps* y *T. pisanoi* (ambas como subespecies de *T. hauthali*), previamente confundidas bajo los nombres de *Telmatobius hauthali schreiteri* o *T. schreiteri*. *T. schreiteri* está restringida a la Sierra de Velazco (La Rioja, Argentina). Como consecuencia del redescubrimiento del tipo portador de nombre de *T. oxycephalus* Vellard, *T. barrioi* Laurent es considerada su sinónimo más reciente.

LAURENT, R.F. (1979a): El orígen de los anfibios sudamericanos. *Acta Zoologica Lilloana*, 24: 83-89.

Incluye breve información sobre *Telmatobius*. Telmatobiinae y Ceratophryinae son consideradas como los grupos más primitivos de Leptodactylidae y los más cercanos a los Myobatrachyidae australianos.

LAURENT, R.F. (1979b): Esquisse d'une phylogenese des anoures. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 104(4): 397-422.

Contiene información sobre *Telmatobius* similar a la presentada en el trabajo anterior.

LAURENT, R.F. (1986): Sous-classe des Lissamphibiens (Lissamphibia), systematique. Pp. 594-797, *in*: Grassé, P.P. & Delosol, M. (eds.), *Traité de Zoologie XIV (I-B)*. Masson, Paris.

Análisis sistemático de los Lissamphibia ordenado como clave, incluyendo una redescripción del género *Telmatobius*.

LAURENT, R.F. & LAVILLA, E.O. (1986): Redescripción de *Telmatobius hauthali* Koslowsky (Anura: Leptodactylidae) y descripción de una nueva especie del mismo género. *Cuadernos de Herpetología*, 2(4): 1-24.

Descripción original de *Telmatobius scrocchii*. Incluye la redescripción de *Telmatobius hauthali* Koslowsky basada en material topotípico, y *T. hauthali pisanoi* es elevado a rango específico.

LAURENT, R.F. & LAVILLA, E.O. (1991 "1990"): Information complementaire sur les *Telmatobius* (Leptodactylidae) de El Moreno (Jujuy, Argentine). *Alytes*, 8(3-4): 105-106.

Demuestran que el material estudiado por ANDERSSON (1906) de El Moreno, Jujuy, Argentina, erróneamente identificado como *T. jelskii*, corresponde en realidad a *T. platycephalus* (véase LAVILLA & LAURENT, 1988a). Presentan la creso-sinonimia de este taxón.

LAURENT, R.F. & TERÁN, E.M. (1981): Lista de los anfibios y reptiles de la provincia de Tucumán. *Fundación Miguel Lillo, Miscelanea*, 71: 1-15.

Describe 25 especies de anuros de Tucumán (Argentina), incluyendo a *Telmatobius ceiorum*, *T. laticeps* (elevado a estatus específico en este trabajo) y *T. pisanoi* (como subespecie de *T. hauthali*).

LAVILLA, E.O. (1984a): Redescubrimiento de *Telmatobius hauthali* Koslowsky, 1895, y descripción de su larva. *Acta Zoologica Lilloana*, 38(1): 51-57.

Contiene datos sobre hábitos y hábitat de los adultos de *Telmatobius hauthali* y la descripción de su larva, basada en material topotípico.

LAVILLA, E.O. (1984b): Larvas de *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) de la provincia de Tucumán (Argentina). *Acta Zoologica Lilloana*, 38(1): 69-79.

Descripción de las larvas de *Telmatobius ceiorum*, *T. laticeps* y *T. pisanoi* (como subespecie de *T. hauthali*), con notas sobre sus hábitats.

LAVILLA, E.O. (1985): Diagnosis genérica y agrupación de las especies de *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) en base a caracteres larvales. *Physis (Buenos Aires), Sección B*, 43(105): 63-67.

Contiene la diagnosis genérica de *Telmatobius* realizada sobre la base de caracteres larvarios. Con datos del mismo origen se reconocen dos grupos de especies: uno meridional, para aquellas especies caracterizadas por la presencia de una hilera de papilas intramarginales mentales en el disco oral, y un grupo septentrional, caracterizado por la ausencia de dicha hilera de papilas. Los datos morfométricos apoyan esta división.

LAVILLA, E.O. (1988a): Lower Telmatobiinae (Anura: Leptodactylidae): generic diagnoses based on larval characters. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 124: 1-19.

Incluye la diagnosis genérica de *Alsodes*, *Atelognathus*, *Batrachophrynus*, *Batrachyla*, *Caudiverbera*, *Eupsophus*, *Hylorina*, *Insuetophrynus*, *Limnomedusa*, *Telmatobius*, *Telmatobufo*, *Thoropa* y *Somuncuria* basadas en caracteres larvales.

LAVILLA, E.O. (1988b): The genus *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) and its relations with montane wetlands. Pp. 16-17 (inglés), 51-52 (castellano), *in*: Dalrymple, G.H., Loftus, W.F. & Bernardino, F.S. (eds.), *Wildlife in the Everglades and Latin America Wetlands*. Florida International University, Miami.

Breve caracterización de los hábitats de *Telmatobius* y comentarios sobre necesidades de protección.

LAVILLA, E.O. (1988c): *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae): the name-bearing types of five Vellard's taxa. *Alytes*, 7(1): 6-18.

Se designan lectotipos para cinco taxones descritos por Vellard: *T. arequipensis arequipensis*, *T. jelskii bufo*, *T. marmoratus rugosus*, *T. marmoratus riparius* y *T. culeus dispar*, sobre la base de ejemplares del Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

LAVILLA, E.O. (1994a "1992"): Tipos portadores de nombre y localidades tipo de anfibios de Argentina. *Acta Zoologica Lilloana*, 42(1): 61-100.

Información sobre autoría, tipos portadores de nombre, localidad tipo, comentarios diversos y sinónimos de *Telmatobius atacamensis*, *T. ceiorum*, *T. contrerasi*, *T. hauthali*, *T. hypselocephalus*, *T. laticeps*, *T. marmoratus*, *T. oxycephalus*, *T. pinguiculus*, *T. pisanoi*, *T. platycephalus*, *T. scheriteri*, *T. scrocchii* y *T. stephani*.

LAVILLA, E.O. (1994b): Comentarios sobre el género *Telmalsodes* Díaz, 1989 (Anura: Leptodactylidae). *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina*, 10(1): 15-18.

Sobre la base del análisis comparativo de diversos caracteres (membrana interdigital, dientes vomerianos, tímpano, callosidades digitales, callosidades pectorales, placa esternal, glándulas, número cromosómico, patrón de lactato-deshidrogenasas del cristalino y caracteres larvales) entre *Alsodes*, *Telmatobius* y *Telmalsodes* se concluye que *Telmalsodes* es sinónimo de *Alsodes*. WIENS (1993) llegó a las mismas conclusiones de manera independiente.

LAVILLA, E.O. (1997): Notas nomenclatoriales sobre el género *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae). *Cuadernos de Herpetología*, 11(1-2): 75-80.

Establece la fecha de publicación del género en 1834 (no 1835, como es citado por numerosos autores). Invalida la designación de lectotipos de *Telmatobius arequipensis arequipensis, T. culeus dispar, T. jelskii bufo, T. marmoratus riparius* y *T. marmoratus rugosus* realizada por MORALES *et al*. (1990) basado en la precedencia de designación realizada por LAVILLA (1988c). Invalida por improcedente la designación de lectotipos de *Telmatobius brevipes* y *T. latirostris* realizada por WIENS (1993).

LAVILLA, E.O. (1999): Anfibios. Pp. 165-175 (español), 511-521 (inglés) + fotos + apéndice mapas, *in*: Lavilla, E.O. & González, J.A. (eds.), *Biodiversidad de / Biodiversity of Agua Rica, Catamarca, Argentina*. Fundación Miguel Lillo-BHP Copper, Tucumán.

Cita una nueva especie de *Telmatobius,* aún inominada, de la Región de Agua Rica, Andalgalá, Catamarca, Argentina.

LAVILLA, E.O. (2001): Amenazas, declinaciones poblacionales y extinciones en anfibios argentinos. *Cuadernos de Herpetología*, 15(1): 59-82.

Analiza las amenazas, reales o potenciales, a las que se enfrentan los anfibios argentinos. En el caso de *Telmatobius,* se ocupa de *Telmatobius atacamensis*, *T. ceiorum, T. contrerasi, T. hauthali, T. hypselocephalus, T. laticeps, T. marmoratus, T. oxycephalus, T. pinguiculus, T. pisanoi, T. platycephalus, T. schreiteri, T. scrocchii* y *T. stephani*.

LAVILLA, E.O. & BARRIONUEVO, J.S. (2005): El género *Telmatobius* en la República Argentina: una síntesis. Pp. 115-165, *in*: este volumen.

Síntesis de la información disponible sobre el género *Telmatobius* en la República Argentina, con especial referencia a estudios anatómicos, fisiológicos (ciclos sexuales, gametogénesis, luminiscencia en eritrocitos), bioacústica, larvas y enanismo larval, hábitat y hábitos, distribución por ecorregiones, provincias fitogeográficas y provincias geológicas y categorías de protección. Redefinen en base a caracteres morfológicos de los adultos a *Telmatobius atacamensis, T. ceiorum, T. contrerasi, T. hauthali, T. hypselocephalus, T. laticeps, T. oxycephalus, T. pinguiculus,T. pisanoi, T. platycephalus, T. schreiteri T. scrocchii* y *T. stephan*i. Se conserva la cita para el país de *T. marmoratus,* aunque se pone en duda la identificación de las poblaciones argentinas con este nombre.

LAVILLA, E.O. & CEI, J.M. (2001): *Amphibians of Argentina. A Second Update, 1987-2000*. Monografía XXVII, Museo Regionale di Scienze Naturale, Torino, 177 pp. + 8 pl.

Describe las novedades producidas en las especies argentinas del género *Telmatobius* entre 1987-2000. Incluye a *Telmatobius atacamensis*, *T. ceiorum, T. contrerasi, T. hauthali, T. hypselocephalus, T. laticeps, T. marmoratus, T. oxycephalus, T. pinguiculus T. pisanoi, T. platycephalus, T. schreiteri, T. scrocchii* y *T. stephani*.

LAVILLA, E.O. & DE LA RIVA, I. (1993): La larva de *Telmatobius bolivianus* (Anura: Leptodactylidae). *Alytes*, 11(2): 37-46.

Caracterización morfológica y de condrocráneo y esqueleto visceral de larvas

torrentícolas de *Telmatobius espadai,* atribuidas a *Telmatobius bolivianus*, de El Cañadón, Chapare, Bolivia. Véase DE LA RIVA (2005).

LAVILLA, E.O. & ERGUETA SANDOVAL, P. (1995a): Una nueva especie de *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) de la Ceja de Montaña de La Paz (Bolivia). *Alytes*, 13(2): 45-51.

Descripción original de *Telmatobius jahuira* de Kkota Pata, Departamento La Paz, Bolivia. Véase DE LA RIVA (2005).

LAVILLA, E.O. & ERGUETA SANDOVAL, P. (1995b): Una nueva especie de *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) del Sudoeste de Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 24: 91-101.

Descripción original de *Telmatobius huaira* de Campamento Khastor, Sud Lípez, Potosí, Bolivia.

LAVILLA, E.O. & ERGUETA S., P. (1999): A new Bolivian species of the genus *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) with humeral spine. *Amphibia-Reptilia*, 20: 55-64.

Descripción original de *Telmatobius ifornoi* de Chuspipata, Nor-Yungas, La Paz, Bolivia. Véase DE LA RIVA (2005).

LAVILLA, E.O. & FABREZI, M. (1993): Anatomía del condrocráneo en larvas de tres especies de *Telmatobius* del grupo meridional (Anura: Leptodactylidae*). Physis (Buenos Aires), Sección B,* 48(114-115): 39-46.

Descripción del neurocráneo y esqueleto visceral de larvas de *Telmatobius ceiorum*, *T. laticeps* y *T. pisanoi*.

LAVILLA, E.O. & KRETSZCHMAR, S.Z. (1998): La identificacion de los tipos portadores de nombre y localidades tipo de *Telmatobius barrioi* (Leptodactylidae) y *Gastrotheca christiani* (Hylidae). *Acta Zoologica Lilloana*, 44(1): 219-222.

Se resuelve el problema de coincidencia de números publicados para la identificación de los tipos portadores de nombre de *Telmatobius barrioi* (= *T. oxycephalus*) y de *Gastrotheca christiani.* Se precisa, además, la localidad tipo de *T. barrioi.*

LAVILLA, E.O. & LAURENT, R.F. (1988a): Deux nouvelles espèces du genre *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) en provenance de El Moreno (Province de Jujuy, Argentine). *Alytes*, 7(3): 77-89.

Descripción original de *Telmatobius platycephalus* y *T. hypselocephalus*. Véase LAURENT & LAVILLA (1991 “1990”).

LAVILLA, E.O. & LAURENT, R.F. (1988b): A new species of *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) from Catamarca, Argentina. *Alytes*, 7(3): 90-96.

Descripción original de *Telmatobius pinguiculus*.

LAVILLA, E.O. & MANZANO, A.S. (1995): La batracofauna de las selvas de montaña del Noroeste Argentino: consideraciones generales y estudio de un caso. Pp.157-162, *in*: Brown, A.D. & Grau H.R. (eds.), *Investigación, Conservación y Desarrollo de la Selva Subtropical de Montaña*. LIEY, Tucumán.

Señalan que tres especies de *Telmatobius* habitan en los Yungas de Argentina: *Telmatobius oxycephalus*, *T. ceiorum* y *T. stephani*.

LAVILLA, E.O. & SCROCCHI, G.J. (1986): Morfometría larval de los géneros de Telmatobiinae (Anura: Leptodactylidae) de Argentina y Chile. *Physis (Buenos Aires), Sección B*, 44(106): 39-43.

Las relaciones mofométricas de los géneros de Telmatobiinae inferiores de Argentina y Chile se muestran en un fenograma realizado sobre la base de caracteres larvales. La segregación de los grupos es consistente con lo que se

conoce para los adultos, y el género morfométricamente más afín a *Telmatobius* es *Alsodes*.

LAVILLA, E.O. & SCROCCHI, G.J. (1992): Herpetofauna de las Yungas de la provincia de Tucumán (Argentina). I. Lista faunística y clave para la identificación de anfibios. *Yungas*, 2(2): 4-5.

Entre los anuros de los Yungas de Tucumán señalan la presencia de *Telmatobius ceiorum*.

LAVILLA, E.O. & SCROCCHI, G.J. (1999): Anfibios y reptiles de Tariquía. Pp. 83-92, *in*: Gonzalez, J.A., Scrocchi, G.J. & Lavilla, E.O. (eds), *Relevamiento de la Biodiversidad de la Reserva Nacional de Flora y Fauna Tariquía (Tarija-Bolivia) (Serie Conservación de la Naturaleza 14)*. Fundación Miguel Lillo-PROBONA, Tucumán.

Describen el hallazgo de larvas de *Telmatobius* no identificadas en áreas de selva de la Reserva de Tariquía.

LAVILLA, E.O, SCROCCHI, G.J. & LAURENT, R.F. (1993): Claves para la identificación de los anfibios y reptiles de la provincia de Tucumán, Argentina. *Fundación Miguel Lillo, Miscelanea*, 95: 1-29.

En el apartado correspondiente a anfibios, señalan que las tres especies de *Telmatobius* que habitan en la Provincia de Tucumán (*T. ceiorum*, *T. laticeps* y *T. pisanoi*) no pueden ser discriminadas en base a caracteres morfológicos externos de los adultos.

LAVILLA, E.O., PONSSA, M.L., BALDO, D., BASSO, N., BOSSO, A., CÉSPEDES, J., CHEBEZ, J.C., FAIVOVICH, J., FERRARI, L., LAJMANOVICH, R., LANGONE, J.A., PELTZER, P., UBEDA, C., VAIRA, M. & VERA CANDIOTI, F. (2000a): Categorización de los anfibios de Argentina. Pp. 11-34, *in*: Lavilla, E.O., Richard, E. & Scrocchi, G.J. (eds.), *Categorización de los Anfibios y Reptiles de la República Argentina*. Asociación Herpetológica Argentina, Tucumán, Argentina.

Ubican en categorías de protección a la batracofauna argentina. *Telmatobius atacamensis* es considerada En Peligro; *T. ceiorum, T. hauthali, T. laticeps, T. oxycephalus, T. pisanoi, T. schreiteri,* y *T. stephani* se incluyen en la categoría Vulnerables, y *T. contrerasi, T. hypselocephalus, T. marmoratus, T. pinguiculus, T. platycephalus* y *T. scrocchii* son considerados insuficientemente conocidos.

LAVILLA, E.O., VAIRA, M., PONSSA, M.L. & FERRARI, L. (2000b): Batracofauna de las Yungas Andinas de Argentina: una síntesis. *Cuadernos de Herpetología*, 14(1): 5-26.

Analiza los anfibios de la porción argentina de la eco-región Yungas Andinas. Incluye a *Telmatobius ceiorum, T. laticeps, T. oxycephalus* y *T. stephani*.

LAVILLA, E.O., BARRIONUEVO, J.S. & BALDO, J.D. (2002): Los anfibios insuficientemente conocidos en Argentina. Una reevaluación. *Cuadernos de Herpetología*, 16(2): 99-118.

Reevaluación de los anfibios insuficientemente conocidos de Argentina (véase LAVILLA *et al*., 2000a). *Telmatobius contrerasi, T. hypselocephalus, T. marmoratus, T. pinguiculus, T. platycephalus* y *T. scrocchii* mantienen esta condición.

LEHR, E. (2000): Zur Nutzung einiger Amphibien- und Reptilienarten in Peru. *Reptilia*, 5(4): 40-46.

No consultado.

LEHR, E. (2002): *Amphibien und Reptilien in Peru. Die Herpetofauna entlang des 10. Breitengrades von Peru: Arterfassung, Taxonomie, ökologische Bemerkungen und biogeographische Beziehungen.* Natur und Tier Verlag (NTV Wissenschaft), Münster.

No consultado.

LEHR, E. (2005): The *Telmatobius* and *Batrachophrynus* species of Peru. Pp. 39-64, *in*: este volumen.

Considera a *Telmatobius punctatus* como especie plena, diferenciándola de *T. brevirostris* (véase VELLARD, 1955b y SINSCH *et al.*, 1995). Incluye diagnosis, datos de distribución y comentarios taxonómicos y nomenclatoriales de las 22 especies de *Telmatobius* (*T. arequipensis, T. atahualpai, T. brevipes, T. brevirostris, T. carrillae, T. colanensis, T. culeus, T. degener, T. hockingi, T. ignavus, T. intermedius, T. jelskii, T. latirostris, T. marmoratus, T. mayoloi, T. necopinus, T. peruvianus, T. punctatus, T. rimac, T. sanborni, T. thompsoni, T. truebae*) y dos especies de *Batrachophrynus* (*B. brachydactylus, B. macrostomus*) que han sido registradas en Perú.

LEHR, E. & FUENTES, E. (2000): *Telmatobius carrillae* (Ancash water frog). *Herpetological Review*, 31(3): 183.

Primera cita de la especie para el Departamento Huanuco; es el registro más austral.

LEHR, E., KÖHLER, G. & STREIT, B. (2002a): Die Herpetofauna von Mittelperu entlang eines Transektes von der pazifischen Küste bis in die Hochanden (Amphibia et Reptilia). *Faunistische Abhandlungen Museum Tierkunde,* 22(24): 361-392.

En un transecto a 10º de latitud S en Perú, desde la costa pacífica a los Andes, registra ocho especies de anfibios, entre las que se encuentran *Telmatobius mayoloi* y *T. rimac.*

LEHR, E., RODRÍGUEZ, D. & CÓRDOVA, J.H. (2002b): A new species of *Phrynopus* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) from the Cordillera de Carpish (Departamento de Huánuco, Peru). *Zoologische Abhandlungen*, 52: 65-70.

Consideran que el límite entre los géneros *Telmatobius* y *Phrynopus* no está claramente definido.

LUTZ, B. (1969): Adaptaçoes, especializaçoes e linhagens nos anuros neotropicais. *Acta Zoologica Lilloana,* 24: 267-291.

Breve consideración de *Telmatobius* en relación a un análisis no morfológico de Telmatobiinae. Siguiendo a CEI (1962), el autor considera a las tierras altas de Bolivia y Perú como centro de origen de este género.

LYNCH, J.D. (1971): Evolutionary relationships, osteology and zoogeography of leptodactyloid frogs. *The University of Kansas Museum of Natural History, Miscelaneous Publications*, 53: 1-218.

Caracteriza los géneros de Leptodactylidae, Heleophrynidae y Myobatrachidae sobre la base de 31 caracteres osteológicos, seis caracteres de anatomía blanda y tres caracteres larvales. La caracterización genérica de *Telmatobius* fue basada en *T. hauthali* (mal identificado; probablemente se trata de *T. laticeps*), *T. marmoratus* y *Atelognathus patagonicus* (como *Telmatobius*).

LYNCH, J.D. (1973): The transition from archaic to advanced frogs. Pp. 133-182, *in*: Vial, J.L. (ed.), *Evolutionary Biology of Anurans. Contemporary Research on Major Problems*. University of Missouri Press, Missouri.

Contiene algunos comentarios sobre *Telmatobius* en la caracterización de la Fam. Leptodactylidae.

LYNCH, J.D. (1978): A re-assessment of the telmatobiine leptodactyloid frogs of Patagonia. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 72: 1-57.

Descripción original de los géneros *Atelognathus* (para los hasta entonces *Telmatobius nitioi*, *T. patagonicus*, *T. reberverii*, *T. praebasalticus*, *T. solitarius* y *T. grandisonae*) y *Somuncuria* (para el entonces *T. somuncurensis*). *Telmatobius* queda restringido a las siguientes especies: *T. albiventris*, *T. arequipensis*, *T. atacamensis*,

T. barrioi (= *T. oxycephalus*), *T. brevipes*, *T. brevirostris*, *T. ceiorum*, *T. cinereus* (= *T. niger*), *T. crawfordi*, *T. culeus*, *T. halli*, *T. hauthali*, *T. ignavus*, *T. intermedius*, *T. jelskii*, *T. juninensis* (un *Phrynopus*), *T. marmoratus*, *T. niger*, *T. oxycephalus*, *T. peruvianus*, *T. rimac*, *T. simonsi*, *T. stephani*, *T. vellardi* y *T. verrucosus*.

LYNCH, J.D. (1986): Origins of the high andean herpetological fauna. Pp. 478-499, *in*: Vuilleumier, F. & Monasterio, M. (eds.), *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press, New York.

Analiza los patrones de distribución de los anfibios (incluyendo una lista de 19 especies de *Telmatobius*) y reptiles andinos.

MANGIONE DE MOPTY, S., TERÁN, H.R. & ALCAIDE DE PUCCI, M. (1992): Histomorfología lingual en relación con los hábitos alimenticios en tres especies de anuros (Fam. Leptodactylidae). *Acta Zoologica Lilloana*, 42(1): 143-148.

Análisis histológico de la lengua de *Telmatobius pisanoi*.

MANZUR, B.E. (1978): Estudio estadístico de algunas especies del género *Telmatobius*. *Fundación Miguel Lillo, Miscelánea,* 63: 1-23.

Análisis multivariante de tres poblaciones de *Telmatobius* del noroeste argentino. Las conclusiones de LAURENT (1977) se ven confirmadas en relación a la discriminación entre *T. schreiteri*, *T. laticeps* y *T. pisanoi* (las dos últimas consideradas como subespecies de *T. hauthali*).

MARX, H. (1958): Catalogue of the type specimens of reptiles and amphibians in Chicago Natural History Museum. *Fieldiana Zoology*, 36(4): 409-496.

Incluye a *Cyclorhamphus* [*sic*] *culeus*, *Telmatobius halli*, *T. sanborni*, *T. niger* y *T. rimac*. *Alsodes laevis* y *A. montanus* se incluyen como *Telmatobius*.

MAXSON, L.R. & HEYER, W.R. (1982): Leptodactylid frogs and the brasilian shield: and old and continuing adaptive relationship. *Biotropica*, 14: 10-15.

Se analizan las relaciones entre 10 géneros de Leptodactylidae, empleando técnicas moleculares de fijación de microcomplemento. *Telmatobius* está representado por *T. oxycephalus*.

MERINO-VITERI, A., COLOMA, L.A. & ALMENDÁRIZ, A. (2005): Los *Telmatobius* de los Andes de Ecuador y su disminución poblacional. Pp. 9-37, *in*: este volumen.

Síntesis de la información disponible sobre el género *Telmatobius* en Ecuador, con información sobre de morfología, distribución, ecología e historia natural de *T. cirrhacelis, T. niger* y *T. vellardi.* Analizan la acción de enfermedades y anomalías climáticas en los Andes ecuatorianos y las señalan como causas de las declinaciones poblacionales y aparentes extinciones del género en ese país.

MEYEN, F.J.F. (1834): *Reise um die Erde ausgeführt auf dem Königlich Presussischen Seehandlungs-Schiffe Prinzess Louise, comandiert von Capitain W. Wendt, in den Jahren 1830, 1831 und 1832. von Dr. F.J.F. Meyen.* Dritter Theil. Zoologisher Bericht. Sander'schen Buchhandlung (C.W. Eichoff), Berlin, vii + 522 pp. + 61 pl.

En las páginas 433-532 Wiegmann describe los anfibios, y en la página 512 al género *Telmatobius* y a su especie tipo (por monotipia), *T. peruvianus.*

MIRANDA, E. (1978): Protozoarios intestinales de *Telmatobius culeus*, Garman 1975 de Perú. I-*Zelleriella peruensis* n. sp. (Sarcomas-tigophora: Opalinata). *Biota,* 11(89): 192-195.

Zelleriella peruensis se describe como parásito intestinal de *Telmatobius culeus* del lago Lagunillas, Perú.

MIRANDA-RIBEIRO, A. (1920): Algunas consi-

deraçoes sobre *Holoaden luderwaldti* e generos correlatos. *Revista do Museu Paulista*, XII (2a parte): 319-320 + 1 pl.

Holoaden, *Telmatobius* e *Iliodiscus* son ubicados en Telmatobiidae, y esta familia es considerada un grupo natural ubicado entre Leptodactylidae y Hylidae.

MIRANDA-RIBEIRO, A. (1924): Notas Batrachologicas. *Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro*, 1(2): 137-143.

La familia Telmatobiidae está incluida entre los {Gymnobatrachia s. Protosternia [Anonyxia s. Therosternia | Thoracechmia (Arcífera)|]}.

MIRANDA-RIBEIRO, A. (1926): Notas para servirem ao estudo dos Gymnobatrachios (Anura) Brasileiros. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 27: 1-227 + 22 pl.

Telmatobius está incluido en la familia Telmatobiidae, junto con *Calyptocephalus* (= *Caudiverbera*), *Batrachophrynus* y *Pseudis*. Incluye un dibujo de la cintura pectoral de *Telmatobius jelskii*.

MIVART, S.G. (1869): On the classification of the anourous batrachians. *Proceedings of the Zoological Society of London*, (May 13, 1869): 280-295.

Propone una clasificación de los anuros, incluyendo a *Telmatobius* en la subfamilia Alsodina de la familia Bombinatoridae.

MONTERO, R. & PISANÓ, A. (1990): Ciclo espermatogénico de dos especies de *Telmatobius* del Noroeste Argentino. *Amphibia-Reptilia*, 11(2): 97-110.

Análisis del ciclo espermatogénico de *T. laticeps* y *T. pisanoi* de la Provincia de Tucumán, Argentina.

MONTERO, R. & PISANÓ, A. (1992 “1991”): Ciclo anual de la vitelogénesis en tres especies de anuros del noroeste argentino. *Alytes*, 9(4): 103-119.

Análisis del ciclo vitelogénico de *T. laticeps* y *T. pisanoi* de la Provincia de Tucumán, Argentina.

MORALES, V. (1988): Una nueva especie de *Telmatobius* (Anura, Leptodactylidae), de Anchash, Perú. *Revista Brasileira de Zoología*, 5(4): 603-608.

Descripción original de *Telmatobius carrillae*, de la Puna de Crusjircan, Ancash, Perú.

MORALES, V.R. (1995): Checklist and taxonomic bibliography of the amphibians from Perú. *Smithsonian Herpetological Information Service*, 107: 1-20.

Lista a nivel específico que describe para Perú a *Telmatobius albiventris*, *T. arequipensis*, *T. brevipes*, *T. brevirostris*, *T. carrillae*, *T. crawfordi*, *T. culeus*, *T. ignavus*, *T. intermedius*, *T. jelskii*, *T. latirostris*, *T. marmoratus*, *T. peruvianus* y *T. rimac*.

MORALES, V.R., CARRILLO, N. & ORTEGA, H. (1990): El material tipo de peces, anfibios y reptiles en el Museo de Historia Natural de la Universidad Mayor de San Marcos. *Publicaciones del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, (A)*, 33: 1-7.

Realizan cambios en los números publicados para holotipos, y/o designan lectotipos, para los siguientes taxones descritos por Vellard: *Telmatobius albiventris globulosus*, *T. albiventris parkeri*, *T. albiventris punensis*, *T. arequipensis arequipensis*, *T. arequipensis natator*, *T. brevirostris brevirostris*, *T. brevirostris parvulus*, *T. brevirostris punctatus*, *T. crawfordi microcephalus*, *T. crawfordi semipalmatus*, *T. culeus dispar*, *T. culeus exsul*, *T. culeus fluviatilis*, *T. culeus lacustris*, *T. intermedius*, *T. jelskii bufo*, *T. jelskii longitarsis*, *T. marmoratus pseudojelskii*, *T. marmoratus riparius*, *T. marmoratus rugosus* y *T. rimac meridionalis*. La designación de lectotipos de *T. arequipensis arequipensis*, *T. culeus dispar*, *T. jelskii bufo*, *T. marmoratus rugosus* y *T. marmoratus riparius* es inválida (véase LAVILLA, 1988c).

Morescalchi, A. (1973): Amphibia. Pp. 233-348, *in*: Chiarelli, A.B. & Capanna, E. (eds.), *Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution*. Academic Press, London.

Señala la existencia de 2n = 26 como número cromosómico para *Telmatobius ceiorum, T. laticeps* (como *T. schreiteri*), *T. oxycephalus* (como *T. barrioi*), y *T. stephani.*

Müller, L. (1923): Ueber neue oder seltene Mittle- und südamerikanische Amphibien und Reptilien. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin*, 11(1): 77-93.

Incluye, entre otras, la descripción original de *Batrachophrynus brevipalmatus*, hoy en la sinonimia de *Telmatobius marmoratus* (véase De la Riva, 2005).

Munsterman, H.E. & Leviton, A.E. (1959): A new frog of the genus *Telmatobius* from southern Ecuador. *Occasional Papers of the Natural History Museum, Stanford University*, 7: 1-5.

Descripción original de *Telmatobius vellardi* de las montañas de Cajanuma, Ecuador.

Nieden, F. (1923): Anura I. Subordo Aglossa und Phaneroglossa, Sectio 1 Arcifera. *Das Tierreich*, 46: xxxii + 584 pp.

Lista que incluye la diagnosis del género *Telmatobius*, y redescripciones de *T. peruvianus*, *T. angustipes*, *T. pustulosus*, *T. aemaricus* (= *T. marmoratus*), *T. jelskii*, *T. marmoratus*, *T. verrucosus* y *T. hauthali*. *Cycloramphus duseni* y *C. asper* se incluyen como *Telmatobius*.

Nishikawa, K.C. (1999): Neuromuscular control of prey capture in frogs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 354: 941-954.

En el contexto de un análisis más amplio, señala que *Telmatobius* protruye su lengua por empuje mecánico (condición primitiva entre los anuros).

Noble, G.K. (1921): Five new species of Salientia from South America. *American Museum Novitates*, 29: 1-7.

Descripción original de *Telmatobius cinereus* de Bestión, Ecuador. En la sinonimia de *T. niger* (véase Trueb, 1979).

Noble, G.K. (1922): The phylogeny of Salientia. I. The osteology and thigh musculature; their bearing on classification and phylogeny. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 46: 1-86.

Clasificación de anuros, basada principalmente en la estructura de la columna vertebral y datos miológicos. *Telmatobius* es incluido en la familia Bufonidae y se considera el grupo basal del cual derivó *Batrachophrynus*.

Noble, G.K. (1931): *The Biology of the Amphibia*. McGraw Hill, Nueva York, 577 pp.

Telmatobius es incluido en la subfamilia Pseudinae de la familia Bufonidae. Contiene información sobre caracteres sexuales secundarios de *Telmatobius jelskii*.

Noble, G.K. (1938): A new species of the frog genus *Telmatobius* from Chile. *American Museum Novitates*, 973: 1-3.

Descripción original de *Telmatobius halli* de Ollagüe, Chile.

Northland, I., Capetillo, J., Iturra, P. & Veloso, A. (1990): Nuclear DNA content and karyosystematic relationships of species grouped in primitive tribes of Leptodactylidae (Amphibia-Anura). *Revista Brasileira de Genetica*, 13: 247-254.

Analizan el contenido de ADN nuclear de 12 especies de leptodactílidos, incluyendo *Telmatobius halli, T. peruvianus, T. marmoratus* y *T. pefauri*.

Núñez, H., Maldonado, V. & Pérez, R. (1997): Reunión de trabajo con especialistas de herpetología para

categorización de especies según estados de conservación. *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural (Chile),* 329: 12-19.

Presenta los resultados de una reunión de especialistas para ubicar a los anfibios y reptiles chilenos según las categorías indicadas en la legistación de ese país (Ley 19300). Las especies de *Telmatobius* consideradas son *T. halli. T. marmoratus, T. pefauri, T. peruvianus T. halli. T. marmoratus, T. pefauri, T. peruvianus* y *T. zapahuirensis,* consideradas como "raras".

OLROG, C.C. (1973): Notas ornitológicas. IX. Sobre la colección del Instituto Miguel Lillo de Tucumán. *Acta Zoologica Lilloana*, 30: 7-11.

Tigrisoma fasciatum pallescens (Aves: Ardeiformes: Ardeidae) es depredador de *Telmatobius oxycephalus* en Calilegua, Jujuy, Argentina.

PALAVECINO, P.M. (1999): Musculatura asociada al primer y segundo arco visceral de algunos anuros leptodactilidos. *Cuadernos de Herpetología*, 13(1-2): 37-46.

Entre el material estudiado se encuentran larvas de una especie no identificada del género *Telmatobius,* procedente de El Algarrobal, Cachi, Salta, Argentina.

PARKER, H.W. (1934): Reptiles and amphibians from southern Ecuador. *Annals and Magazine of Natural History, Ser. 10*, 14: 264-273.

La población descrita aquí como *Telmatobius niger* fue considerada como *T. vellardi* por MUNSTERMAN & LEVITON (1959).

PARKER, H.W. (1940): Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca under the leadership of Mr. H. Cary Gilson, M.A.-XII-Amphibia. *Transactions of the Linnean Society of London*, 3(1): 203-216.

Descripción original de *Telmatobius hintoni*, *T. culeus albiventris, T. escomeli crawfordi* y *T. bolivianus*. *T. aemaricus* es considerado sinónimo de *T. marmoratus*. Redescribe *T. marmoratus marmoratus*, *T. marmoratus pustulosus*, *T. culeus culeus* y *T. escomeli*. Contiene también breves descripciones de larvas.

PARKER, W.K. (1882 "1881"): On the structure and development of the skull in the Batrachia. Part. III. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 171: 1-263 + 44 pl.

Descripción del cráneo de una hembra adulta de *Telmatobius marmoratus* (como *Cyclorhamphus*) de Vinco Caya, Perú, y el condrocráneo larval de *T. culeus* (como *Cyclorhamphus*). Presenta un dibujo del cráneo de *T. marmoratus*.

PEARSON, O.P. & BRADFORD, D.F. (1976): Thermoregulation of lizards and toads at high altitudes in Peru. *Copeia*, 1976(1): 155-170.

Telmatobius peruvianus es mencionado como integrante de la herpetofauna de Challapalca, Tacna, Perú.

PEFAUR, J., NUNEL, E., LOPEZ, E. & DAVILA, J. (1978): Distribución y clasificación de los anfibios del Departamento Arequipa. *Bulletin de l'Institut Français d'Études Andines*, VII (1-2): 119-127.

Se describen *Telmatobius arequipensis arequipensis*, *T. arequipensis natator*, *T. peruvianus* y *T. culeus exsul* como miembros de la herpetofauna del Departamento Arequipa, Perú.

PENNA, M. & VELOSO, A. (1987): Vocalization by andean frogs of the genus *Telmatobius* (Leptodactylidae). *Herpetologica*, 43(2): 208-216.

Análisis de las vocalizaciones de las especies chilenas de *Telmatobius* (*T. marmoratus*, *T. peruvianus*, *T. halli*, *T. pefauri* y *T. zapahuirensis*).

PÉREZ BEJAR, M.E. (2005): Cria en cautividad y uso sostenible de la rana gigante del lago Titicaca (*Telmatobius culeus*). Pp. 261-271, *in*: este volumen.

Describe los resultados de ensayos de cría en condiciones artificiales y semi-artificiales de *Telmatobius culeus*, incluyendo aspectos referidos a alimentación, reproducción y desarrollo larval, enfermedades, mortalidad y estado de conservación, como una alternativa para el manejo sostenible de la “rana gigante” del lago Titicaca.

PETERS, J.A. (1954/55): Herpetological type localities in Ecuador. *Revista Ecuatoriana de Entomología y Parasitología, Guayaquil*, 2(3-4): 335-352.

Incluye datos sobre la localidad tipo de *T. cinereus* (Bestion, 10105 ft., Provincia Azuay) y *T. niger* (Desierto Palmira, provincia desconocida, aclarada como Provincia Chimborazo por el editor). Véase comentarios sobre otras localidades en MERINO-VITERI *et al.* (2005).

PETERS, W. (1873): Uber neue oder weniger bekkante Gattungen und Arten von Batrachiern. *Monatsbericht der königlich preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 1873: 411-418 + 4 pl.

Descripción original de los géneros *Batrachophrynus* y *Pseudobatrachus* (sinónimo de *Telmatobius*), y de las especies *B. brachydactylus, B. nacrostomus* y *T. jelskii* (como *Pseudobatrachus Jelski*). En las láminas se incluyen *T. marmoratus, T. peruvianus* y *T. jelskii*.

PHILIPPI, R.A. (1902): *Supplemento a los Batraquios Chilenos Descritos en la Historia Fisica y Política de Chile de Don Claudio Gay*. Librería Alemana de José Ivens, Santiago, Chile, 161 pp.

Incluye una diagnosis de *Telmatobius*, señalando que la localidad tipo de *T. marmoratus* (Guasacoma) no se encuentra en Chile. Dos especies de *Alsodes* (*A. montanus* y *A. laevis*) son consideradas como *Telmatobius*.

PISANÓ, A. (1954/57): Factores de especialización endócrino-sexual en anfibios de alta montaña y de otras regiones del noroeste argentino. *Anales del Departamento de Investigación Científica (DIC), Universidad Nacional de Cuyo*, 2(3): 1-28.

Análisis de características histofisiológicas de hipófisis, tiroides y gónadas durante el ciclo anual de tres especies de anuros del noroeste argentino, incluyendo *T. laticeps* (como *T. schreiteri*).

PISANÓ, A. (1955): Notas ecológicas sobre la vida larvaria de *Telmatobius schreiteri*. *Ciencia e Investigación*, 11(2): 86-91.

Comentarios sobre el ciclo gametogénico, oviposición y hábitos y hábitat de larvas de *T. laticeps* (como *T. schreiteri*).

PISANÓ, A. (1957): Studio comparativo della correlazione endocrina in anfibi argentini di alta montagna e pianura con spermatogenesi continua. *Archivio Zoologico Italiano*, 42: 161-184.

Versión en italiano de PISANÓ (1954/57).

PISANÓ, A. (1958): Variaciones somáticas en larvas de *Telmatobius hauthali schreiteri* de la cordillera andina. *Acta Zoologica Lilloana*, 16: 5-12.

Describe el fenómeno del “enanismo” en larvas de *Telmatobius laticeps* (como *T. hauthali schreiteri*), considerando que se debe probablemente a la escasez de hormonas de crecimiento.

PISANÓ, A. & ADLER, R. (1968): Submicroscopical aspects of *Telmatobius hauthali schreiteri* spermatids. *Zeitschrift für Zellforschung*, 87: 345-349.

Análisis, mediante microscopía electrónica, de espermátidas de *Telmatobius laticeps* (como *T. hauthali schreiteri*).

PISANÓ, A. & LEGNAME, A.H. (1957/58): La tiroides en larvas normales y enanas de *Telmatobius hauthali schreiteri*. *Archivos*

de Bioquímica, Química y Farmacia, 8(2): 271-277.

Análisis histológico y biométrico de la glándula tiroides en larvas de *Telmatobius laticeps* (como *T. hauthali schreiteri*).

PISANÓ, A. & RENGEL, D. (1954): Enanismo en larvas de *Telmatobius hauthali schreiteri* de las altas montañas del oeste argentino. *Scientia Genetica*, 4(4): 227-271.

Análisis de las larvas enanas de *Telmatobius laticeps* (como *T. hauthali schreiteri*), incluyendo estudios morfométricos, morfológicos, anatómicos e histofisiológicos.

PISANÓ, A. & RENGEL, D. (1970): The effects of purified FSH and LH on larval gonads of *Telmatobius hauthali schreiteri*. *Archivio Zoologico Italiano*, LV: 49-58 + 2 pl.

Estudio experimental de los efectos de FSH y LH sobre las gónadas de larvas de *Telmatobius laticeps* (como *T. hauthali schreiteri*).

RECHARTE, A. (1995): Parásitos de *Bufo spinolosus* Weigmann, 1835 y *Telmatobius marmoratus pseudojleskii* Wiegmann, 1834 de la granja K´ayra, Cusco. *Biotempo (Perú),* 2: 87-90.

No consultado

REICHLE, S. (2002): *Telmatobius edaphonastes*. Track 56, *in*: Márquez, R., De la Riva, I., Bosch, J. & Matheu, E. (eds.), *Guía Sonora de las Ranas y Sapos de Bolivia.* ALOSA-AHE-MNCN, Barcelona, 47 pp., 2 CDs, 166 tracks.

Grabación de 24 segundos del canto de *Telmatobius edaphonastes*. En el folleto que acompaña al disco se presenta una breve descripción del sitio de canto y horario de vocalización, así como una fotografía (p. 44).

REICHLE, S. (2003a): Anfibios. Pp. 133-137, *in*: Ibisch, P.L. & Mérida, G. (eds.), *Biodiversidad: La Riqueza de Bolivia. Estado de Conocimiento y Conservación*. Editorial F.A.N., Santa Cruz de la Sierra, Bolivia, 638 pp.

Señala que el 80% de las especies del género *Telmatobius* presentes en Bolivia son endémicas.

REICHLE, S. (2003b): Lista de los anfibios presentes en Bolivia. Pp. 583-585, *in*: Ibisch, P.L. & Mérida, G. (eds.), *Biodiversidad: La Riqueza de Bolivia. Estado de Conocimiento y Conservación*. Editorial F.A.N., Santa Cruz de la Sierra, Bolivia, 638 pp.

Cita 204 especies de anfibios para Bolivia. Las especies de *Telmatobius* incluidas son *T. bolivianus, T. culeus, T. edaphonastes, T. hauyra, T. ifornoi, T. jahuira, T. marmoratus, T. simonsi, T. verrucosus* y *T. yuracare.*

RENGEL, D. (1949): La vibración preventiva como carácter ambisexual en algunos batracios de la Provincia de Tucumán. *Acta Zoologica Lilloana*, 7: 353-358.

Describe la existencia de vibración sexual preventiva en machos y hembras de *Telmatobius laticeps* (como *T. schreiteri*) de Tafi del Valle, Tucumán, Argentina.

RENGEL, D. (1962): Características de las gónadas larvales en las formas normal y enana de *Telmatobius hauthali schreiteri*. *Archivos de Bioquímica, Química y Farmacia*, X (1): 49-60.

Estudio histológico de ovarios y testículos de larvas normales y enanas de *Telmatobius laticeps* (como *T. hauthali schreiteri*).

RENGEL, D. & PISANÓ, A. (1977): Factors of deutoplasmolysis in *Telmatobius hauthali*. *Acta Embryologiae Experimentalis*, 2: 163-169.

Algunas ovulaciones de *Telmatobius laticeps* (como *T. hauthali*) tienen óvulos de tamaños notablemente diferentes, y algunos de ellos forman blastómeros irregulares que son expulsados; los autores consideran este

proceso incluido en el fenómeno de deutoplasmólisis.

RENGEL, D., PAZ, D. & PISANÓ, A. (1988a): Luminiscence in larval and adult erythrocytes of *Telmatobius laticeps* and *Bufo arenarum*. *Comunicaciones Biológicas*, 6(3): 243-249.

Aproximadamente 85% de los eritrocitos de larvas de *Telmatobius laticeps* muestran luminiscencia blanquecina.

RENGEL, D., PAZ, D. & PISANÓ, A. (1988b): Luminiscence in erythrocites of different amphibian larvae. *Microscopía Electrónica y Biología Celular*, 12: 47-58.

Los eritrocitos de las larvas de *Telmatobius laticeps* y *Telmatobius pisanoi* muestran patrones de luminiscencia diferentes: blanquecina en la primera especie y amarillento-verdoso en la segunda. La luminiscencia desaparece después de la metamorfosis.

RIDEWOOD, W.G. (1898): On the larval hyobranchial skeleton of the Anourous Batrachians with special references to the axial parts. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology*, 26: 474-487 + 1 pl.

Descripción del esqueleto hiobranquial de *Telmatobius marmoratu*.

RINGUELET, R.A. (1980): Un hirudineo con marsupio de la región andina de Jujuy, Argentina (*Maiabdella batrachophila* n.g., n.sp., Glossiphoniidae). *Limnobios*, 2(1): 68-71.

Maiabdella batrachophila (Hirudinea: Glossiphonidae), parasita una especie innominada de *Telmatobius* de Chorcan, Jujuy, Argentina.

RIVERA, A., ZEGARRA, F., BORNAZ, G., ALARCON, J. & PAZ, B. (1980): Aspectos de la oogénesis en *Telmatobius arequipensis*. *Ciéncia e Cultura*, 32(8): 1072-1078.

Describen el ciclo ovárico contínuo y dividen a la ovogénesis en cinco estadios sobre la base de características microscópicas de los ovocitos.

RODRÍGUEZ, J.P. (2001): La amenaza de las especies exóticas para la conservación de la biodiversidad suramericana. *Interciencia*, 26(10): 479-483.

Con relación a *Telmatobius,* repite lo dicho por VILLWOCK (1994).

RODRÍGUEZ, L.O., CÓRDOVA, J.H. & ICOECHEA, J. (1993): Lista preliminar de los anfibios del Perú. *Publicaciones del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos*, *(A),* 45: 1-22.

Lista a nivel específico que describe para Perú a *Telmatobius albiventris*, *T. arequipensis*, *T. brevipes*, *T. brevirostris*, *T. carrillae*, *T. crawfordi*, *T. culeus*, *T. ignavus*, *T. intermedius*, *T. jelskii*, *T. latirostris*, *T. marmoratus*, *T. peruvianus* y *T. rimac*.

RON, S.R. & MERINO, A. (2000): Amphibian declines in Ecuador: overview and first report of chytridiomycosis from South America. *Froglog*, 42: 2–3.

Señalan la presencia de quitridiomicosis en muestras de *Telmatobius niger* en colecciones, especie que no se registra en la naturaleza desde 1994.

RON, S.R., DUELLMAN, W.E., COLOMA, L.A. & BUSTAMANTE, M.R. (2003): Population decline of the jambato toad *Atelopus ignescens* (Anura: Bufonidae) in the Andes of Ecuador. *Journal of Herpetology,* 37: 116–126.

Al analizar la declinación del “jambato” se refieren, también, a la desaparición de *Telmatobius niger* (véase RON & MERINO, 2000; MERINO *et al.*, 2005).

RUIZ, G., ROSENMANN, M. & VELOSO, A. (1983): Respiratory and hematological

adaptations to high altitude in *Telmatobius* frogs from the Chilean Andes. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 76A(1): 109-113.

Determinación de la obtención de oxígeno por vías pulmonar y cutánea en *Telmatobius marmoratus*; medición de valores hematológicos en *T. marmoratus*, *T. peruvianus*, *T dankoi* (como *T. halli*) y *T. pefauri*.

RUIZ, G., ROSENMANN, M. & VELOSO, A. (1987): Valores hematológicos y distribución altitudinal de anfibios chilenos. *Archivos Chilenos de Biología y Medicina Experimental*, 20: 79-84.

No consultado.

SALAS, A.W. & SINSCH, U. (1996): Two new *Telmatobius* species (Leptodactylidae, Telmatobiinae) of Ancash, Peru. *Alytes*, 14(1): 1-26.

Descripción original de *Telmatobius hockingi* de Río Sihuas, Ancash, Perú, y de *Telmatobius mayoloi* de Río Santa, Ancash, Perú.

SCHMIDT, K.P. (1928): The chilean frogs of the genus *Telmatobius*. *Revista Chilena de Historia Natural*, 32: 98-105.

Describe *Telmatobius peruvianus* de Putre, Tacna, Chile; *Alsodes montanus* y *A. laevis* son considerados como *Telmatobius.*

SCHMIDT, K.P. (1954): Notes on the frogs of the genus *Telmatobius* with descriptions of two new species. *Fieldiana Zoology*, 34(26): 277-287.

Descripción original de *Telmatobius rimac* de Río Blanco, tributario del río Rimac, Perú, y de *Telmatobius sanborni* (véase comentarios en VELLARD, 1960) de Limbani, Puno, Perú. Contiene una lista y bibliografía comentada.

SEIMON, T., HOERNIG, G., SOWELL, P., HALLOY, S. & SEIMON, A. (2005): Identification of chytridiomycosis in *Telmatobius marmoratus* at 4450 m in the Cordillera Vilcanota of southern Peru. Pp. 273-281, *in*: este volumen.

Describen la presencia de infecciones con *Batrachochytrium dendrobatidis* en una población atribuída a *Telmatobius marmoratus* del río Jampamayo, en Hacienda Uyuni (13º 86' S, 71º 18' W), Cuzco, Perú

SHREVE, B. (1941): Notes on Ecuadorian and Peruvian reptiles and amphibians with description of new forms. *Proceedings of the New England Zoological Club*, XVIII: 71-83.

Descripción original de *Telmatobius walkeri* de Rapi, Ayacucho, Perú, con comentarios sobre *Telmatobius jelskii*.

SINSCH, U. (1985): Entwicklung und Reproduktion. Die Reproduktionsbiologie eines bachbewohnenden Frosches, *Telmatobius jelskii*, in einem Andenhochtal Zentralperus. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, Wien*, 1985: 265.

Comentarios sobre la biología reproductiva de *Telmatobius jelskii.*

SINSCH, U. (1986): Anfibios de la Sierra central de Perú. Una clave de identificación para adultos y larvas. *Boletín de Lima*, 45: 23-33.

Proporciona sendas claves para identificar adultos y larvas de varias especies de anuros, incluyendo *Batrachophrynus brachydactylus, B. macrostomus* y *Telmatobius jelskii*, así como datos sobre ecología, variación y biometría de adultos y larvas de dichas especies.

SINSCH, U. (1990): Froschlurche (Anura) der zentral-peruanischen Anden: Artdiagnose, Taxonomie, Habitate, Verahltensökologie. *Salamandra*, 26(2/3): 177-214.

Trata sobre *T. jelskii* del Valle de Mantaro y planicie de Junín, Perú.

SINSCH, U. & JURASKE, N. (1995): Reassessment of central Peruvian Telma-

tobiinae (genera *Batrachophrynus* and *Telmatobius*). II. Allozymes and phylogenetic relationships. *Aytes*, 13(2): 52-66.

Concluyen que el antepasado común de las dos especies de *Batrachophrynus* se separó del stock de *Telmatobius* antes de su diferenciación en las especies recientes. Las relaciones entre las tres especies de *Telmatobius* consideradas muestran [(*T. jelskii*) (*T. rimac*)][*T. culeus*].

SINSCH, U., SALAS, A.W. & CANALES, V. (1995): Reassessment of central Peruvian Telmatobiinae (genera *Batrachophrynus* and *Telmatobius*). I. Morphometry and classification. *Alytes*, 13(1): 14-44.

Concluyen que en la región central de Perú se reconocen *T. brevirostris*, *T. carrillae*, *T. culeus*, *T. jelskii* y *T. rimac*, pero que no se discriminan subespecies. De este modo, *T. brevirostris parvulus* y *T. b. punctatus* son sinónimos más recientes de *T. brevirostris*; *T. culeus dispar*, *T. c. escomeli*, *T. c. exsul*, *T. c. fluviatilis* y *T. c. lacustris* se incluyen en la sinonimia de *T. culeus*; *T. jelskii bufo*, *T. j. longitarsis* y *T. j. walkeri* se incluyen en la sinonimia de *T. jelskii*, y *T. rimac meridionalis* es considerado sinónimo más reciente de *T. rimac*. LEHR (2005) considera a *T. punctatus* como especie plena.

SINSCH, U., HEIN, K. & GLUMP, B. (2005): Reassessment of central Peruvian Telmatobiinae (genera *Batrachophrynus* and *Telmatobius*): osteology, palmar morphology and skin histology. Pp. 239-260, *in*: este volumen.

Estudian tres complejos de caracteres (osteología, morfología del parche nupcial y estructura del tegumento) en *Batrachophrynus brachydactylus, B. macrostomus*, *Telmatobius carrillae*, *T. hockingi*, *T. jelskii*, *T. mayoloi, T. rimac* y *Alsodes montanus*. Los resultados del análisis filogenético confirman la posición de *A. montanus* como grupo externo, la monofilia de *Batrachophrynus* y ubican a *T. carrillae* más próximo a *Batrachophrynus* que a cualquier otro *Telmatobius*. Sugieren que *Batrachophrynus* es un grupo derivado recientemente de *Telmatobius,* aunque el grado de diferenciación es muy bajo y señalan la necesidad de estudios de caracteres adicionales (cariología, ADN) para resolver la controversia sobre la validez del género *Batrachophrynus*.

STADIE, C. (1962): Zur frage von Anfassungsmerkmalen bei aquatichen Anuren, mit Beschreibung einer neuen Gattung, *Hydrobatrachus*. *Zoologischer Anzeiger*, 169: 315-330.

Información sobre morfología y anatomía de *Telmatobius culeus*.

TERRAZAS, W. (1969): *Posibilidades de Industrialización de la Rana del Lago Titicaca*. Sin datos sobre la editorial, La Paz, 8 pp.

Véase TERRAZAS (1975).

TERRAZAS, W. (1975): La rana del Lago Titicaca. *Revista de la Sociedad Boliviana de Historia Natural (Cochabamba),* 2(2): 39-40.

Ambos trabajos son muy simples y enfocados al empleo de *Telmatobius culeus* como alimento humano.

TRUEB, L. (1979): Leptodactylid frogs of the genus *Telmatobius* in Ecuador, with the description of a new species. *Copeia,* 1979(4): 714-733.

Revisión de los *Telmatobius* del Ecuador, incluyendo la descripción original de *Telmatobius cirrhacelis*, de Abra de Zamora, Loja, Ecuador. Contiene información morfológica, osteológica, etológica y ecológica sobre la nueva especie y sobre *T. niger* y *T. vellardi*, incluyendo la descripción de las larvas de ambos taxones. *T. cinereus* es incluido en la sinonimia de *T. niger*.

TRUEB, L. (1993): Patterns of cranial diversity among the Lissamphibia. Pp. 255-243, *in*: Hanken, J. & Hall, B.K. (eds.), *The Skull, Vol. 2. Patterns of Structural and System-*

atic Diversity. Chicago University Press, Chicago.

Señala que el grado de osificación craneal no está relacionado al tamaño de los anuros, y cita como caso a *Telmatobius*, que presenta cráneo hipoosificado en comparación con otros de tamaño similar. Señala también que los anuros que viven en aguas corrientes (entre los que incluye a *Telmatobius*) tienden a tener cráneos menos osificados, independientemente del tamaño del cuerpo.

TSCHUDI, J.J. VON (1838): *Classification der Batrachier mit Berucksichtigung der fosilien Thiere dieser Abtheilung der Reptilien*. Petitpierre, Neuchatel, 102 pp.

Incluye la diagnosis de *Telmatobius*, basada en *T. peruvianus*.

TSCHUDI, J.J. VON (1846): *Untersuchungen uber die Fauna Peruana. Herpetologie*. Druck und Verlag von Zeiten und Zollikofer, St. Gallen, Switzerland, 80 pp. + 12 pl.

Comentarios sobre *Telmatobius peruvianus* y *T. marmoratus* (como *Cycloramphus*).

TYLER, M.J. (1979): Herpetofaunal relations of South America with Australia. Pp. 73-106, *in*: Duellman, W.E. (ed.), *The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution and Dispersal.* Museum of Natural History, University of Kansas, Lawrence, Kansas.

Breve comentario sobre las similitudes entre *Rheobatrachus* y *Telmatobius*.

UICN (2001): *Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1.* Comisión de Supervivencia de Especies de la UICN, UICN, Gland, Suiza, ii + 33 pp.

Incluye 9 categorías en el sistema de listas rojas y los criterios para establecerlas.

URETA, T., RADOJKOVIC, J., DÍAZ, N., SLEBE, J.C. & LOZANO, C. (1978): Comparative studies on glucose phosphorilating isoenzymes of vertebrates. Identification and characterization of liver hexokinases. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 186(2): 235-347.

Estudian la actividad de la glucosa-fosforilasa en extractos de hígado de dos urodelos y 26 anuros, incluyendo *Telmatobius halli* y *T. peruvianus*.

VALENCIA, J., VELOSO, A. & SALLABERRY, M. (1982): Nicho trófico de las especies de los herpetozoos del transecto Arica Chungará. Pp. 269-291, *in*: Veloso, A. & Bustos, E. (eds.), *El Hombre y los Ecosistemas de Montaña. Vol I. La Vegetación y los Vertebrados Inferiores de los Pisos Altitudinales entre Arica y Lago Chungará.* MAB 6-UNEP-UNESCO, Santiago de Chile.

Se analiza cuantitativa y cualitativamente la dieta de cinco especies de saurios y cuatro de anuros del norte de Chile, incluyendo *Telmatobius marmoratus* y *T. peruvianus.*

VELLARD, J. (1946): El género *Telmatobius* en la República Argentina. *Acta Zoologica Lilloana*, 3: 313-326.

Redescripción de *Telmatobius hauthali* basada en la serie tipo (hoy considerada perdida; véase LAVILLA, 1984a y LAURENT & LAVILLA, 1986); descripción original de *T. oxycephalus* de Cerro La Escalera, Oran, Salta, Argentina, y *T. schreiteri*, basada en una muestra heterogénea (véase LAURENT, 1977).

VELLARD, J. (1951): Estudios sobre batracios andinos. I. El Grupo *Telmatobius* y formas afines. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"*, 1: 1-89 + 8 pl.

Extensa revisión de *Telmatobius*, con datos biológicos y ecológicos. Describe como nuevos taxones a *Telmatobius intermedius*, *T. albiventris punensis*, *T. albiventris parkeri*, *T. escomeli exsul*, *T. latirostris* y *T. brevipes*. Redescribe o transcribe las descripciones originales de *T. peruvianus*, *T. marmoratus*, *T.*

jelskii, *T. culeus*, *T. escomeli escomeli*, *T. escomeli crawfordi*, *T. ignavus*, *T. verrucosus*, *T. simonsi*, *T. hauthali hauthali*, *T. hauthali schreiteri*, *T. oxycephalus*, *T. halli*, *T. niger* y *T. cinereus*. Dos especies de *Alsodes* (*A. montanus* y *A. laevis*) son consideradas como *Telmatobius*. *T. pustulosus* y *T. hintoni* son consideradas como subespecies de *T. marmoratus*, y *T. culeus albiventris* es elevado al estatus específico. *T. bolivianus* es incluido en la sinonimia de *T. verrucosus*. Considera a *Batrachophrynus brevipalmatus* (hoy en la sinonimia de *T marmoratus fide* DE LA RIVA, 2005) como una forma intermedia entre los géneros *Batrachophrynus* y *Telmatobius*.

VELLARD, J. (1952): Adaptation des batraciens a la vie a grande hauteur dans les Andes. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 77: 169-187.

Es una repetición de VELLARD (1954a “1951”).

VELLARD, J. (1953): Estudios sobre batracios andinos. II. El grupo Marmoratus (*sic*) y formas afines. *Memorias del Museo de Historia Natural “Javier Prado”*, 2: 1-53 + 6 pl.

Descripción original de *Telmatobius marmoratus rugosus*, *T. marmoratus riparius*, *T. culeus fluviatilis*, *T. culeus dispar*, *T. culeus lacustris*, *T. crawfordi semipalmatus* y *T. crawfordi microcephalus*. Redescribe a *T. marmoratus marmoratus*, *T. marmoratus pustulosus*, *T. marmoratus angustipes* (como *T. m. angusiipes*, *error typographicus*), *T. albiventris albiventris*, *T. albiventris punensis*, *T. albiventris parkeri* y *T. culeus culeus*. *T. escomeli escomeli* y *T. escomeli exsul* son incluidos en la sinonimia de *T. culeus*, y *T. escomeli crawfordi* es elevado al estatus específico.

VELLARD, J. (1954a “1951”): Adaptation des batraciens a la vie a grande hauteur dans les Andes. *Travaux de l’Institut Français d’Études Andines*, 3: 88-114.

Descripción de los caracteres morfológicos de *Telmatobius* (tamaño, órganos sensoriales, lengua, dientes, piel) y de algunos ambientes particulares de la región andina (lagos, fuentes termales, arroyos de agua fría, etc.).

VELLARD, J. (1954b): Etudes sur le lac Titicaca. V. Les *Telmatobius* du haut plateau interandin. *Travaux de l’Institut Français d’Études Andines*, 4: 1-57.

Comentarios sobre *T. marmoratus marmoratus*, *T. m. hintoni*, *T. m. pustulosus*, *T. m. rugosus*, *T. m. riparius*, *T. m. angustipes*, *T. albiventris albiventris*, *T. a. punensis*, *T. a. parkeri*, *T. culeus culeus*, *T. c.s escomeli*, *T. crawfordi crawfordi* y *T. c. semipalmatus*.

VELLARD, J. (1955a): Repartition des batraciens dans les andes au sud de l’Equateur. *Travaux de l’Institut Français d’Études Andines*, 5: 141-161.

Análisis biogeográfico de anuros andinos. En este trabajo se reconocen tres provincias. Se incluyen diferentes taxones de *Telmatobius* y se presenta una hipótesis acerca del origen y relaciones de los batracios andinos.

VELLARD, J. (1955b): Estudios sobre batracios andinos. III. Los *Telmatobius* del grupo *jelskii*. *Memorias del Museo de Historia Natural “Javier Prado”*, 4: 1-28.

Descripción original de *Telmatobius jelskii longitarsis* (como *T. jelski longitarsis*, *error typographicus*), *T. jelskii bufo*, *T. rimac meridionalis*, *T. arequipensis natator*, *T. brevirostris brevirostris*, *T. brevirostris punctatus* y *T. brevirostris parvulus*. Redescribe a *T. jelskii jelskii* y *T. rimac rimac*. *T. walkeri* es considerado como subespecie de *T. jelskii*.

VELLARD, J. (1960): Estudios sobre batracios andinos. VI. Notas complementarias sobre *Telmatobius*. *Memorias del Museo de Historia Natural “Javier Prado”*, 10: 1-19 + 14 pl.

Descripción original de *Telmatobius*

marmoratus pseudojelskii y *T. albiventris globulosus*. Redescribe a *T. marmoratus pustulosus*, *T. arequipensis arequipensis* y *T. arequipensis natator*. *T. crawfordi microcephalus* es considerada como subespecie de *T. marmoratus*, y *T. sanborni* es incluido en la sinonimia de *T. marmoratus rugosus*.

VELLARD, J. (1969 "1968"): Les *Telmatobius* du groupe *marmoratus* (Amphibia). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, 2ème ser.,* 40(6): 1110-1113.

Descripción original de *Telmatobius marmoratus gigas,* con una síntesis sobre las subespecies de *T. marmoratus* (*T. m. marmoratus, T. m. angustipes, T. m. bolivianus, T. m. hintoni, T. m. pustulosus, T. m. pseudojelskii, T. m. rugosus, T. m. verrugosus* y *T. m. riparius*).

VELLARD, J. (1970): Contribución al estudio de los batracios andinos. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Zoología,* X(1): 1-21 + 4 pl.

Redescribe a *Telmatobius marmoratus marmoratus*, *T. m. rugosus* y *T. m. gigas* (aunque señala que esta última es una especie nueva, la misma había sido descrita en VELLARD, 1969 "1968"). *T. verrucosus* es considerado subespecie de *T. marmoratus*, y *T. bolivianus* es resucitado de la sinonimia con *T. verrucosus* (véase VELLARD, 1951) y considerado subespecie de *T. marmoratus*.

VELLARD, J.A. (1975): Les batraciens dans la magie et la médecine des Aymaras (Andes de Bolivie). Pp. 227-230, *in*: Pujol, R. (ed.), *L'Homme et l'Animal. Premier Colloque d'Ethnozoologie.* Institut International d'Ethnosciences, Paris.

No consultado.

VELLARD, J. (1981): *El Hombre y los Andes*. Ediciones Culturales Argentinas, Buenos Aires, 233 pp.

En las pp. 25-26 hace un breve comentario sobre "adaptaciones" de *Telmatobius*, y señala que estos animales no son utilizados como alimento humano (véase GALLARDO, 1973). En las pp. 171, 199 y 202 describe el significado de *Telmatobius* en la medicina y magia Aymara.

VELLARD, J. (1991): Los batracios. Pp. 453-462 + 1 lám, *in*: Dejoux, C. & Iltis, A. (eds.), *El Lago Titicaca. Síntesis del Conocimiento Actual*. ORSTOM-Hisbol, La Paz, Bolivia.

Reseña sobre el conocimiento de anfibios en el lago Titicaca y áreas aledañas, con datos sobre distribución, sistemática e importancia cultural de *Telmatobius*, *Pleurodema*, *Bufo* y *Gastrotheca*. Existen errores tipográficos en la transcripción de nombres y nombres formados por cuatro epítetos.

VELLARD, J. (1992): Associated animal communities. The Amphibia. Pp. 449-457, *in*: Dejoux, C. & Iltis, A. (eds.), *Lake Titicaca. A Synthesis of Limnological Knowledge.* Monographiae Biologicae 68, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Versión inglesa de VELLARD (1991).

VELOSO, A. & NAVARRO, J. (1988): Lista sistemática y distribución geográfica de anfibios y reptiles de Chile. *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino*, 2(6): 481-539.

Entre las 41 especies de anfibios consideradas incluye a *Telmatobius halli, T. marmoratus, T. pefauri, T. peruvianus* y *T. zapahuirensis.*

VELOSO, A. & TRUEB, L. (1976): Description of a new species of telmatobiine frog, *Telmatobius* (Amphibia: Leptodactylidae) from the Andes of northern Chile. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 62: 1-10.

Descripción original de *Telmatobius pefauri* de Murmuntani, Arica, Chile.

VELOSO, A., SALLABERRY, M., NAVARRO, J., ITURRA, P., VALENCIA, J., PENNA, M. & DÍAZ, N. (1982): Contribución sistemática al conocimiento de la herpetofauna del extremo norte de Chile. Pp. 135-268, *in*: Veloso, A. & Bustos, E. (eds.), *El Hombre y los Ecosistemas de Montaña. Vol. I. La Vegetación y los Vertebrados Inferiores de los Pisos Altitudinales entre Arica y Lago Chungará*. MAB 6-UNEP-UNESCO, Santiago de Chile.

Descripción original de *Telmatobius zapahuirensis* de Zapahuira, Chile. Incluye comentarios sobre *T. peruvianus*, *T. pefauri*, *T. halli* y *T. marmoratus*. *Alsodes montanus* es considerado como *Telmatobius*.

VILLWOCK, W. (1994): Consecuencias de la introducción de peces exóticos sobre las especies nativas del lago Titicaca. *Ecología en Bolivia*, 23: 49-56.

Los habitantes de las márgenes del lago Titicaca no consumirían salmónidos porque estos se alimentan de *Telmatobius,* y en su tradición espiritual está establecido que los enemigos de los sapos no deben ser consumidos.

WASSERSUG, R.J. & HEYER, W.R. (1988): A survey of internal oral features of Leptodactyloid larvae (Amphibia: Anura). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 457: 1-99.

Caracterización de la anatomía oral interna de larvas de *Telmatobius jelskii* y de *T. marmoratus.*

WEBER, R.E., OSTOJIC, H., FAGO, A., DEWILDE, S., VAN HAUWAERT, M.-L., MOENS, L. & MONGE, C. (2002): Novel mechanism for high-altitude adaptation in hemoglobin of the Andean frog *Telmatobius peruvianus. American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 283: R1052–R1060.

El estudio muestra la existencia de un mecanismo molecular novedoso en la hemoglobina de los adultos de *T. peruvianus*, que implica una reducción de la modulación del cloro en la afinidad Hb-O_2, por la pérdida de sitios específicos para la unión con el cloro de las cadenas alfa.

WERNER, F. (1896): Beitrage zur Kenntnis der Reptilien und Batrachier von Centralamerika und Chile, sowie einiger seltenerer Schlangenarten. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien*, 46: 344-365 + 1 pl.

Describe 21 especies de anuros para Chile, incluyendo *Telmatobius marmoratus*.

WERNER, F. (1897): Die Reptilien und Batrachier der Sammlung Plate. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere*, Supplem. 4: 244-278, pls. 13-14.

Describe *Telmatobius marmoratus* y *T. aemaricus* para Chile.

WERNER, F. (1899): Beschreibung neuer Reptilien und Batrachier. *Zoologischer Anzeiger*, 22(602): 479-484.

Descripción original de *Telmatobius verrucosus* de "Chaco", Bolivia. Véase VELLARD (1951: 76) para comentarios sobre la localidad tipo.

WERNER, F. (1901): Wissenschaftliche Mittheilungen. 1, Beschreibung neuer Frosche aus Bolivia, Ostindien und Neu Guinea. *Zoologischer Anzeiger*, 24(637): 97-103.

Comentarios sobre *Telmatobius verrucosus*.

WIEGMANN, A.F.A. (1834): Amphibien. Pp. 433-522, in: Meyen, F.J.F., *Reise um die Erde ausgeführt auf dem Königlich Presussischen Seehandlungs-Schiffe Prinzess Louise, comandiert von Capitain W. Wendt, in den Jahren 1830, 1831 und 1832. von Dr. F.J.F. Meyen.* Dritter Theil.

Zoologisher Bericht. Sander'schen Buchhandlung (C.W. Eichoff), Berlin.

Descripción original del género *Telmatobius* y de *T. peruvianus*.

WIEGMANN, A.F.A. (1835a): Beitrage zur Zoologie gesammelt auf einer Reise um die Erde, von Dr. F.J.F. Meyen, M.d.A.d.N. Siebente Abhandlung. Amphibien. *Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Germinicae Naturae Curiosorum*, 17(1): 185-268.

Se repite la descripción del género *Telmatobius* y de *T. peruvianus.*

WIEGMANN, A.F.A. (1835b): Bericht uber die Fortschritte der Zoologie im Jahre 1834, vom Herausgeber. *Archiv für Naturgeschichte*, 1835: 273-296.

Confirma que *Telmatobius* fue publicado en el año previo (1834).

WIENS, J.J. (1993): Systematics of the Leptodactylid frog genus *Telmatobius* in the andes of northern Peru. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 162: 1-76.

Revisión de *Telmatobius* de los departamentos Amazonas, Cajamarca, La Libertad y Piura. Redescribe a *Telmatobius brevipes*, *T. latirostris* y *T. ignavus*, designando lectotipos de los dos primeros taxones. Incluye la descripción original de *Telmatobius atahualpai*, *T. colanensis*, *T. degener*, *T. necopinus T. thompsoni*, y *T. truebae*. La designación de lectotipos es inválida (véase VELLARD, 1951).

WILLIAMS, J.D. & ECHEVERRIA, D.D. (1995): Amphibia. Pp. 1369-1401, *in*: Lopretto, E.C. & Tell, G. (dirs.), *Ecosistemas de Aguas Continentales. Metodologias para su Estudio, Vol. 3*. Ed. Sur, Buenos Aires.

Breve consideración sobre el género *Telmatobius*, señalando que se distribuyen al N del paralelo 35° S.

YOUNG, B.E., LIPS, K.R., REASER, J.K., IBÁÑEZ, R., SALAS, A.W., CEDEÑO, J.R., COLOMA, L.A., RON, S., LA MARCA, E., MEYER, J.R., MUÑOZ, A., BOLAÑOS, F., CHAVEZ, G. & ROMO, D. (2001): Population declines and priorities for amphibian conservation in Latin America. *Conservation Biology*, 15(5): 1213-1223.

En la Tabla 2 se indica el declive de las poblaciones de *Telmatobius* en Ecuador y Perú.

Agradecimientos

La tarea de compilar la bibliografía sobre el género *Telmatobius* hubiese sido mucho más ardua, y los resultados serían menos completos, de no haber contado con la ayuda, a través de los años, de W. Ronald Heyer, Raymond F. Laurent y Paulo E. Vanzolini, quienes generosamente pusieron a mi disposición sus conocimientos y sus bibliotecas personales. Más recientemente, el apoyo de César Aguilar, James Aparicio, Jesús Córdova Santagadea, Ignacio De la Riva, Julián Faivovich, Ramón Formas, Edgar Lehr, Andrés Merino-Viteri, María E. Pérez-Bejar, Ulrich Sinsch y Carmen Úbeda fue clave para concluir la obra emprendida. A ellos mi agradecimiento.



Asociación Herpetológica Española
Monografías de Herpetología
Volumen 7 (2005)